Ontogenese

als Regeneration betrachtet.

Zweite Studie.

Mit 6 Figuren im Text.

Von

A. Rauber.



Leipzig.
Verlag von Georg Thieme.
1909.

Druck von C. Mattiesen, Dorpat.

Vorwort.

Im verflossenen Jahr habe ich eine Studie veröffentlicht, die den gleichen Titel führt, wie die vorliegende. In ihr führte ich den Versuch durch, die Ontogenese der Individuen im Tier- und Pflanzenreich als einen Akt der Regeneration von Fragmenten zu einem Ganzen aufzufassen und auf diese Weise das Geheimnis des ontogenetischen Geschehens aufzudecken. Ei und Samen auf früher Stufe ihres Daseins erscheinen hier als fragmentarische Träger verlorener Individuen; Verlustspannungen in Form von Stoff- und Formhunger bewirken die Wiederherstellung des Verlorenen.

Die neue Studie erfüllt die Aufgabe, teils eine Anzahl neuer Momente ins Treffen zu führen, welche geeignet sind, dessen Entscheidung zu fördern, teils schon Berücksichtigtes in neuer Beleuchtung darzustellen. Auch in historischer Hinsicht ist mehreres Neue aus der Gegenwart und aus der Vergangenheit aufgenommen und sachlicher Kritik unterworfen worden.

Die ganze Bahn des regeneratorischen Geschehens von der Stufe des Ontoblasten zum fertigen Individuum wird in zwei Abschnitte geteilt, in einen unicellulären oder parthenogenetischen, und in einen multicellulären oder bisexuellen. Welche Bedeutung kommt auf unserem Boden der Befruchtung, der Furchung zu? Was ist Vererbung?

Welches ist das Verhältnis der Regenerationstheorie zur Geschlechtsbildung? Zur Heterogonie und zum Generations-

1*

wechsel? Zur neuerdings vieluntersuchten Rückdifferenzierung schon differenzierter Zellen, Embryonen, ganzer Tiere? Kann also ein Ei den Weg zum fertigen Individuum, dieses aber auch den Weg zum Ei zurück nehmen, indem es seine eigene Gestalt zurückwandelt? Welches ist das Verhältnis zu den sonderbaren Teratomen?

Dies und dazu gehöriges findet im Folgenden seine Erörterung.

Ich habe es gewagt, in dieser Studie auch die Regeneration der Kristalle zu berücksichtigen, obwohl ich weit davon entfernt bin, einen Kristall für einen Organismus zu halten. Aber die Kristalle bildeten dennoch in Wirklichkeit meinen Ausgangspunkt. Ich war nämlich von der Neugierde heimgesucht, zu erfahren, ob und wie eine Alaunkugel in der Mutterlauge sich regenerieren werde. Alaunkugeln lassen sich aus grossen Kristallen in sehr vollkommener Weise herstellen und täuschen äusserlich grosse tierische Eier vor. Ferner war ich ausserordentlich darauf gespannt, wie kleine, von Kristallen abgeschnittene Ecken sich regenerieren? Wachsen sie am Ende gar wieder rückwärts zum ganzen Kristall aus, von dem sie Stückchen bilden?

Bald hatte ich in meinem kristallinischen Jahr — so nenne ich die Zeit, in der ich mich mit der Untersuchung der Kristallregeneration beschäftigte — das Gefühl, mich „bei den Müttern" d. h. an dem Ort der Aufhellung nächtlicher Gebiete und dunkler Fragen zu befinden. Anfangs schien es mir, die Regeneration verstümmelter Organismen sei als eine Art der Entwicklung zu betrachten; bald aber kehrte sich die Sache um: alle individuelle Entwicklung gehöre mit demselben Recht in das Gebiet der Regeneration, wie ein Wiederersatz verlorener Glieder. Ein Organismus konnte eine verlorene Zelle regenerieren, eine Zelle aber auch einen von ihr verlorenen Organismus: das waren die beiden Extreme regeneratorischer Leistung, die sich als tatsächliche Vorkommnisse erwiesen.

Welches sind die Mittel und die Ursachen der Regeneration?

Bei den Kristallen vollzieht sich die Regeneration durch gesteigertes Wachstum von den Wundflächen aus. Bei den Organismen spielt, wie bei der Ernährung, Intussusception, inneres Wachstum die Hauptrolle.

Die Ursachen der ontogenetischen Regeneration werden in Verlustspannungen der vorhandenen Fragmente gefunden. Ausgleichung der bestehenden Verlustspannungen ist Vollziehung des Wiederersatzes. Die Triebkraft zum Wiederersatz ist dem vorhandenen Verlust proportional.

Die Verlustformel der Kristallregeneration hat folgenden Ausdruck:

$$v = S - t,$$

wobei v = Verlust, S = Soma des Kristalls, t = Torso.

Die Verlustformel der ontogenetischen Regeneration der höheren tierischen Organismen aber lautet:

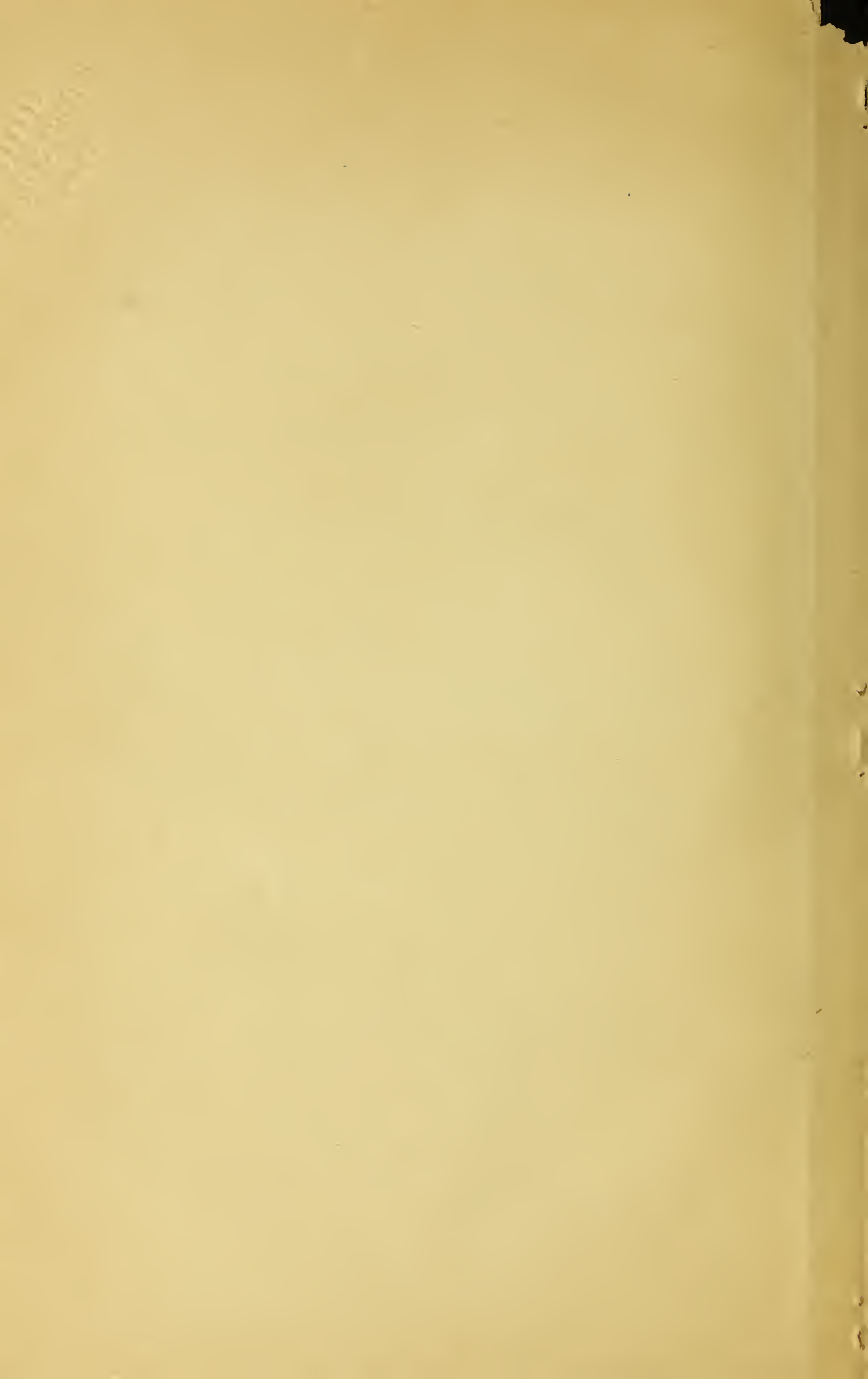
$$v = S + (G - g),$$

wobei v = Verlust, S = Soma, G = Keimdrüse, g = Ontoblast.

Anders wieder gestaltet sich die Formel, wenn das Geschlecht in ihr Berücksichtigung finden soll. Sehr eigentümlich gestalten sich die Formeln als Symbole ontogenetischer Regeneration in den verschiedenen Formen des Generationswechsels. Hierüber werden die folgenden Blätter sich verbreiten.

Dorpat, im Mai 1909.

Der Verfasser.



I. Historisch-Kritisches.

In dem Abschnitt Theorie der Regeneration seines Jahresberichtes [1]) spricht Barfurth auch über meine Schrift „Ontogenese als Regeneration betrachtet“ und äussert sich darüber mit folgenden einleitenden Worten, die zugleich für die geschichtliche Seite des Gegenstandes Bedeutung haben (S. 411):

„Eigenartig und interessant ist der Versuch von A. Rauber, die ganze Ontogenese als eine Form der Regeneration aufzufassen. Aehnliche Gedanken sind ja öfter ausgesprochen worden, da die Grundvorgänge bei der Regeneration und der normalen Entwickelung (Wachstum), dieselben sind (W. Roux). So versuchte schon l. Kennel (1887) die Propagation durch Teilung und Knospung bei Metazoen auf die Fähigkeit der Regeneration zurückzuführen, und ihm schlossen sich Lang, Seeliger und Eugen Schultz an. Auch H. Driesch äusserte gelegentlich, dass man auch die Entwickelung aus dem Ei Regeneration nennen könne: es fehlt eben alles bis auf eine Zelle (Analytische Theorie u. s. w. 1897, S. 121); und neuerdings sagt auch P. Jensen, dass man die Ontogenese als speziellen Fall der Regeneration auffassen könnte. A. Rauber gibt nun aber eine ausführliche Begründung dieses Gedankens und eine wohldurchdachte Klassifikation der einzelnen Formen der Ontogenese als Formen der Regeneration betrachtet.“

An einer folgenden Stelle (S. 415) bemerkt Barfurth: „Nach meiner Ansicht ist das reife losgelöste Ei nicht ein „Teil“ eines

---

1) Regeneration und Involution, in: Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, herausgegeben von Merkel und Bonnet, XVII. Bd, 1907. Wiesbaden, Bergmann 1909.

organischen Ganzen, sondern ein „Ganzes“. Als H. Driesch den Gedanken äusserte, man könne ja auch „die Entwickelung aus dem Ei Regeneration nennen; es fehlt eben alles bis auf eine Zelle“ — fügt er hinzu: „eine solche Wortverwendung würde uns freilich nicht weiter bringen.“

Eine solche Wortverwendung? Dazu würde sich Wortverschwendung am besten reimen. Aber ist dem wirklich so? Mich dünkt, eine nicht ferne Zeit wird darüber anders denken; es denken auch jetzt schon manche erfahrene Fachmänner anders, wie die vorher erwähnten Namen für sich allein schon dartun.

Mir scheint folgender Vergleich viel passender zu sein. Der Fall eines Apfels kann durch die Schwerkraft erklärt werden, aber auch die Bewegung von Gestirnen.

Speziell für den scharfsinnigen Kollegen H. Driesch notire ich folgenden Vergleich: Kepler bestimmte im Jahre 1607 zum ersten Male genau die Bahnelemente des im laufenden Jahre zu uns wiederkehrenden Halleyschen Kometen und machte es dadurch dem englischen Astronomen Halley, nach dem er seinen Namen hat, möglich, im Jahre 1682 aus der Periodizität der Erscheinung seine Wiederkehr für das Jahr 1758 vorauszusagen; was genau eintraf.

Als ein ontogenetisches, regeneratives Bahnelement ist eine Spore, ein primordiales Ei, eine Samenzelle zu betrachten, selbst eine somatische Zelle, alle in einem kleinen Stück ihres Lebenslaufes.

Gleich Barfurth betrachtet auch Roux das Ei, oder genauer gesagt das Keimplasma als Ganzes, z. B. in folgender Stelle: „Nicht wie es zunächst schien, das Problem, wie aus einem im Einzelfall nicht mehr real existierenden Ganzen das Ganze nach seinem idealen Typus real wiederhergestellt wird; sondern dass nur das rein mechanistische Problem vorliegt, wie unter Mitwirkung des real vorhandenen unentwickelten Ganzen (Keimplasma) ein Teil des entwickelten Ganzen wieder ergänzt wird.“ (Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. 24, 1907, S. 686).

Wenn Barfurth das Ei nicht als Teil eines Ganzen, sondern selbst als ein Ganzes betrachten will, ist er nicht genötigt, auch die dem Ei homologe Samenzelle als ein Ganzes anzusehen? Auch ich selbst war früher jener Meinung, habe sie aber zu Gunsten einer besseren aufgeben müssen, teils aus logischen Gründen, teils durch die Erfahrung bezwungen.

In dem schönen Werke von A. Kölliker: Erinnerungen aus meinem Leben (Leipzig 1899) blätternd, stiess ich auf folgende Stelle (S. 338):

„Im Anschluss an die mathematischen Ableitungen von Sachs über das Pflanzenwachstum hat Rauber an mehreren Orten auch die Zerklüftungen des Dotters der Tiere in demselben Sinne untersucht und beleuchtet. Kann man diesem Teil der Darlegungen dieses Gelehrten seine volle Zustimmung geben, so gilt nicht in demselben Masse von den anderen Schlüssen desselben und ist mir namentlich der fundamentale Satz dieses Autors, dass nichts deutlicher als das Ei zeige, dass das Wachstum das Primäre, die Teilung das Sekundäre sei, angesichts der neueren Erfahrungen über die Befruchtung ganz unverständlich, da ja die Teilung des Dotters unzweifelhaft durch den Eikern eingeleitet wird und das Ei während der Furchung nicht wächst."

Aus dem Munde eines so allgemein verehrten Meisters der morphologischen Wissenschaften ein solches Urteil zu vernehmen, ist keine kleine Sache; aber sein Urteil ist mir genau ebenso unverständlich. Denn wenn auch das Ei während der Furchung nicht wächst, so ist es doch vor der Furchung, worauf es ankommt, in so hohem Grade gewachsen, dass sein Volum das Volum des Primordialeies nicht selten viele tausendmal übertrifft; man vergleiche in dieser Hinsicht nur die Volumina des primordialen und des reifen Eies eines Betrachiers. Sein Urteil ist daher als nicht zutreffend zu erachten.

Im Uebrigen entwickelt Kölliker eine Reihe gewichtiger Ansichten über organische Formbildung und deren Vererbung, welche zu unserer Theorie in den innigsten Beziehungen stehen und in der Zusammenfassung des Autors folgenden Wortlaut haben:

1. Die Vorgänge der Vererbung sind einzig und allein aus den bei der Zeugung stattfindenden Erscheinungen zu begreifen.

2. Genauer bezeichnet, übertragen die zeugenden Organismen auf den Erzeugten eine morphologisch bestimmte Substanz von typischer Zusammensetzung, von deren Leistungen die ganze Gestaltung des Erzeugten abhängt.

3. Dieser Vererbungsstoff (Idioplasma, C. Nägeli) ist in den Keimbläschen der Eier und in den Samenfäden enthalten, welche beide die Bedeutung von Kernen haben, und wird chemisch wahrscheinlich durch das sogenannte Nuclein charakterisirt.

4. Durch den Zusammentritt je eines dieser männlichen und weiblichen Kerngebilde entsteht der erste Kern des neuen Geschöpfes, der

somit als eine hermaphroditische Bildung anzusehen ist und als Träger männlicher und weiblicher Charaktere erscheint.

5. Von diesem ersten embryonalen Kern stammen alle Kerne des vollendeten Geschöpfes in ununterbrochener Formfolge ab, und sind dieselben somit ebenfalls Vertreter beider zeugender Organismen.

6. Durch besondre Leistungen der sie bildenden kleinsten Teilchen bedingen die Kerne erstens die Vermehrungserscheinungen der Zellen und zweitens das Wachstum derselben sowohl dem Grade als der Qualität nach.

7. Die typischen Gestaltungen der Organe und der Gesamtorganismen sind die Folge von bestimmten Kombinationen von Zellenteilungen und Zellenwachstumsvorgängen, und beherrschen somit die Kerne, vermöge ihrer typischen, von den Erzeugern erhaltenen Kräfte, den gesamten Gestaltungsprozess der Organismen oder die Vererbung.

Diesen sich an die Ermittelungen von O. Hertwig anschliessenden Anschauungen gegenüber lautet das Vererbungsgesetz im Lichte der Theorie der ontogenetischen Regeneration viel kürzer: Vererbung ist der Ersatz erlittener Verluste der Keimzellen durch deren eigene Tätigkeit, unter teilweise neuen Bedingungen, mit teilweise neuen Ergebnissen. Es gibt nicht nur eine morphologische Regeneration der Organismen, sondern auch eine chemische und eine funktionelle. Nicht blos einzelne Glieder der Keimzellen sind an dieser Regeneration beteiligt, sondern ihr Ganzes, Kern und Plasma, die hiernach als Verlustträger erscheinen. Die von den Keimzellen erlittenen Verluste — Soma und Keimzellenlager — sind unter dem Mikroskope in den sich zur Entwickelung anschickenden Keimzellen als Verluste selbstverständlich nicht sinnlich wahrzunehmen, so gewaltige Ausdehnung sie auch haben; denn Verluste sind negative Dinge. Kein Apochromat, kein Mikroteroskop [1]) wird sie je zu sehen vermögen. Nur der geistigen Wahrnehmung sind jene Verluste zugängig; denn das Problem ist ein solches der Arithmetik, nicht der mikroskopischen Beobachtung.

In der Frage, welche Veränderungen „die Vererbungssubstanz oder das Idioplasma“ im Lauf dei individuellen Entwicklungen erleidet, bekennt sich Kölliker zu Anschauungen weittragender Art, die auch im Sinne der Theorie der ontogenetischen Regeneration im Wesentlichen ihre Geltung behalten. Es sind folgende: „Wie wir früher sahen, ist der erste Kern des werdenden Geschöpfes hermaphroditischer Natur und

1) Die Bezeichnung Ultamikroskop ist zu verwerfen, da μικρός ja einen Komparativ besitzt.

ist es sehr wahrscheinlich, dass auch alle späteren Kerne dieselbe Natur darbieten und gleiche Mengen von Bestandteilen des Spermakerns und des Eikerns enthalten Hieraus liesse sich weiter der Schluss ableiten, dass alle Zellen des fertigen Organismus in gewisser Beziehung auf dem Stadium der befruchteten Eizelle stehen und das Vermögen besitzen, den gleichen Organismus zu erzeugen wie diese. In vollem Gegensatz hierzu steht die Aufstellung von Weismann, der zufolge in jedem höheren Organismus ein tiefer Gegensatz besteht zwischen den Keimzellen und den Körperzellen, von denen die ersteren unsterblich, die letzteren vergänglich genannt werden, eine Hypothese, die in erster Linie von Nussbaum [1]) ausgeht, der sich zugleich bemüht zu zeigen, dass die für die Keimzellen bestimmten Stoffe früh von den anderen sich scheiden, mit anderen Worten, die Geschlechtsdrüsen möglicherweise bei allen Tieren vor der Keimblattbildung sich anlegen, wie dies in der Tat in einigen Fällen nachgewiesen ist (gewisse Insekten, Daphnoiden, Sagitta)."

Mit Bezugnahme auf die Untersuchungen von J. Sachs hebt darauf Kölliker hervor, dass bei Pflanzen das Urmeristem oder das embryonale Zellengewebe, von dem aus jedes Wachstum, d. h. die Anfänge der neuen Aussprossungen und der Gewebebildung, ausgeht, weit über die erste Entwicklung sich erhält, und dass alle, auch die am spätesten auftretenden Vegetationspunkte auf das Urmeristem des Embryo, aus welchem die erste Spross- und Wurzelanlage entstand, sich zurückführen lassen. Bei Tieren finden sich, wie Kölliker fortfährt, dieselben Verhältnisse. „Tierstöcke schliessen sich genau an die Pflanzen an und lässt sich leicht nachweisen, dass die Vegetationspunkte einer Polypenkolonie z. B. auf Zellen von embryonalem Charakter zurückzuführen sind. Aber auch bei Einzelindividuen hat dieses Gesetz Geltung und sind hier ebenfalls alle Zellen wachsender Organe direkt von den Elementen des sich furchenden Eies abzuleiten. Beispiele erscheinen ganz überflüssig, da niemand bezweifelt, dass die Keimblätter dieser Geschöpfe aus Teilstücken der befruchteten Eizelle entstehen und ihrerseits wiederum in die Anlagen der verschiedenen Organe übergehen. Dagegen verdient eine andere Frage eine genauere Würdigung und zwar die, ob auch in ausgebildeten Geschöpfen

1) und von Rauber

noch Zellen mit embryonalem Charakter vorkommen. Meines Erachtens zufolge gibt es in der Tat solche Elemente." Hierher zählt Kölliker folgende: 1. alle tiefsten Zellen der geschichteten Epithelien und des Horngewebes, wie z. B. die Zellen des Haarknopfes, das Linsenkapselepithel, die tiefsten Zellen des Rete Malpighii der Epidermis; 2. die Osteoblasten und Odontoblasten; 3. viele Knorpelzellen; 4. die Elemente aller Drüsen, die Zellen bilden; 5. die lymphoiden Zellen; 6. gewisse Bindesubstanzzellen; 7. die Keimzellen (Eizellen und Samenfädenbildungszelllen).

In Betreff der Bedeutung einer gewissen Zellenart hält Kölliker die Regenerationsfähigkeit der Organe für ein wichtiges Kriterium. „In allen Fällen, in denen ein Organ oder ein Gewebe fähig ist sich wieder zu erzeugen, muss dasselbe Elemente von embryonalem Charakter enthalten oder wenigstens solche, die diesen Charakter anzunehmen im Stande sind".

Wendet man sich zu der Frage, unter welchen Verhältnissen Elemente auftreten, die die Fähigkeit besitzen, den Gesamtorganismus wieder zu bilden, so hält K., wie schon bemerkt, dieses Vermögen nicht ausschliesslich an die besonderen Keimzellen gebunden. Er erinnert dabei an die zahlreichen Fälle im Tierreich, in denen eine Vermehrung durch Sprossen oder Keime statt hat, mögen sie sich von Anfang an aus freien Zellen entwickeln oder erst später sich ablösende Zellenkomplexe darstellen. In demselben Sinne verwertet er auch die Fälle, in denen Tiere durch Teilung sich vermehren, sowie die Parthenogenesis. Was Pflanzen anlangt, so hebt er hervor, dass viele einfache Organismen aus Zellen hervorgehen, die der Befruchtung nicht bedürfen, oder aus ungeschlechtlich erzeugten Sporen, höhere Pflanzen wenigstens in gewissen Fällen aus einzelnen Teilen, wie Wurzelstücken, Blättern u. s. w. sich wieder erzeugen. Hierher rechnet er auch die seltenen Fälle von Parthenogenese oder Apogamie bei Pflanzen und bemerkt: „Es darf daher wohl angenommen werden, dass von Haus aus jede embryonale Zelle das Vermögen besitzt, das Ganze zu erzeugen und in gewissem Sinne Keimzelle ist, und dass, wenn dieses Vermögen bei den höheren Tieren und Pflanzen später nur an gewisse Elemente gebunden erscheint, dies mit besonderen Verhältnissen verknüpft ist. Ich denke mir, dass bei der Entwicklung der mehrzelligen Organismen die zuerst auftretenden Zellen alle wesentlich denselben Wert besassen und

durch ihre hermaphroditischen Kerne der befruchteten Eizelle gleichstanden. Im Laufe der Entwicklung ging dann ein Teil dieser Elemente besondere Umgestaltungen ein und differenzierte sich zu den spezifischen Gewebszellen, und je mehr dies geschah, um so mehr verlor sich die, wenn man so sagen darf, embryonale (Ei- oder Keimzellen-) Natur derselben, ohne dass jedoch ihre Kerne notwendig ihre hermaphroditische Zusammensetzung oder ihr Idioplasma sofort einbüssten. Doch blieb diese embryonale Natur immerhin bei manchen Elementen erhalten, und solche Zellen sind es dann, die an Vegetationspunkten wuchern und unter Umständen den Organismus wieder zu bilden geeignet sind. Eine besondere Art solcher Zellen von embryonalem Charakter wandelt sich endlich speziell zu den Keimzellen im engeren Sinn, zu den Ei- und Samenzellen um, welchen die Verrichtung der Fortpflanzung allein zukommt" u. s. w.

Wenden wir uns nach dieser Darstellung der Anschauungen Köllikers über das Verhältnis der somatischen Zellen zu den Keimzellen nunmehr zu der Frage nach der Stellung, welche die Regenerationstheorie zu den somatischen Zellen einnehmen muss, so ist sie in folgender Weise zu beantworten Hat diese Verlusttheorie für die generativen Zellen der Keimdrüsen Geltung, so muss sie auch für die somatischen Zellen Geltung haben. Ja man kann die Möglichkeit, die somatischen Zellen aus objektiven Gründen der gleichen Theorie unterwerfen zu können, selbst als ein Beweismittel für die Richtigkeit der Theorie betrachten. Der Gedankengang ist folgender. Eine Geschlechtszelle, sei es eine Ei- oder eine Samenzelle, hat auf ihrer Verlustseite alle somatischen Zellen des Individuums und das diesem zugehörige Geschlechtszellenlager, jene einzige Geschlechtszelle abgerechnet. Bei der vor sich gehenden Regeneration wird der gesamte Verlust ersetzt d. h. das Individuum wiederhergestellt werden. Die Eizelle für sich allein wird das ganze Individuum zu regenerieren vermögen, wie es parthenogenetisch geschieht; auch die Samenzelle für sich allein wird, unter günstige Bedingungen gebracht, das ganze Individuum hervorzubringen vermögen; endlich wird eine Kopulation der reduzierten Ei- und Samenzelle ein ganzes Individuum zu bilden im Stande sein. Was sollte, der Theorie nach, die somatische Zelle verhindern, ein gleiches zu tun, falls die geeigneten Bedingungen gegeben sind? Hat nicht eine somatische Zelle auf ihrer Verlustseite

eine ebenso grosse Rechnung aufzuweisen, wie die Geschlechtszellen auch? Welches sind die Verlustbeträge einer somatischen Zelle? Es sind alle übrigen somatischen Zellen und das Geschlechtszellenlager des betreffenden Individuums. In eine Formel gebracht hat dieser Verlust folgendes Aussehen:

$$v = (S - s) + G,$$

wobei v = Verlust, S die Zellen des Soma, s eine einzelne Zelle des Soma, G das Geschlechtszellenlager bedeutet.

Der Verlustbetrag einer Geschlechtszelle hingegen findet in der Formel folgenden Ausdruck:

$$v = S + (G - g),$$

wobei g eine einzelne Geschlechtszelle, die übrigen Zeichen mit den vorigen gleiche Bedeutung haben. Warum also soll bei den Geschlechtszellen der Verlust regeneratorisch gedeckt werden müssen, und nicht mit dem gleichen Rechte, der Theorie gemäss, bei den somatischen? Auch die somatischen Zellen müssen in der Tat von der Theorie mitgetroffen werden können, oder sie muss fallen.

Nun sehen wir in der Wirklichkeit den Beweis auch reichlich gegeben. Bei niederen Tieren, bei den Pflanzen ist die Regenerationsfähigkeit somatischer Zellen zu ganzen Individuen eine reguläre Erscheinung, wie aus dem obigen Bericht dem Leser erinnerlich sein wird. Dieses Vorkommen entspricht der Theorie also aufs Beste.

Eine andere Frage ist die, ob nicht die somatischen Zellen bei Tieren mit besonderen Keimdrüsen doch eine andere Ausbildung und Ausstattung erhalten haben, als die generativen Zellen der Keimdrüsen? Hierüber liegen bereits einige Erfahrungen vor, so die von Boveri an den somatischen Zellen von Ascaris nachgewiesene sekundäre Chromatin-Diminution der Chromosomen. Aber auch die oft so weitgehende Differenzierung der somatischen Zellen kann ein Hindernis abgeben für eine totipotente Leistung. Und dennoch muss hier mit der Möglichkeit einer Rückdifferenzierung gerechnet werden. In pathologischen Fällen, wie wir in einem späteren Abschnitt erfahren werden, sind somatische Zellen, durch irgend einen Reiz veranlasst, im Stande, Teratomen (Embryomen) den Ursprung zu geben.

Haben die generativen und ebenso die somatischen Zellen Merkmale der erlittenen Verluste in ihrem plasmatischen Bestand oder in den Kernen? Beide sind in ihrer Ausstattung

dürftig genug; aber ihr eigentlicher Verlust liegt jeder Zelle zur Seite, nämlich ein Soma und ein Geschlechtszellenlager, eine einzige Zelle abgerechnet; s. die obigen Formeln.

In einer Studie über „Organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung" (Leipzig 1906) zeigt Carl Rabl, dass es ihm schon vor Dezennien als Erstem gelungen war, in einem speziellen Fall die Furchung vom Beginn der Entwicklung bis zur Bildung der Keimblätter zu verfolgen und aus den bezüglichen Beobachtungen den Schluss zu ziehen, dass die organbildenden Substanzen schon im ungefurchten Ei in bestimmter Weise lokalisirt sein müssen: eine wichtige Angelegenheit, die kurz zuvor W. His auf Grund anderer Untersuchungen als „Prinzip der organbildenden Keimbezirke" zum Ausdruck gebracht hatte. Nicht lange darauf zeigte Rabl, dass die chromatischen Elemente des Kerns, die Chromosomen, während der Zellruhe nicht zu Grunde gehen, sondern konstante Bestandteile der Zelle darstellen; das ist die Lehre von der Kontinuität der Chromosomen. Beide Lehren stehen noch heute im Mittelpunkt wissenschaftlicher Erörterung der Vererbungsfrage.

Was das Prinzip organbildender Keimbezirke betrifft, so hatte Rabl am Ei der Tellerschnecke gefunden, dass die eine der beiden ersten Furchungszellen keine Mesodermpartikel enthält. Die fragliche Zelle nämlich liefert im Lauf der Entwicklung nur Ekto- und Entodermzellen und ist also unbeteiligt an der Bildung des Mesoderm und aller daraus hervorgehenden Organe: sie enthält kein Mesoplasma.

Wenn diese Zelle kein Mesoplasma enthält, könnte sie, wenn sie isolirt würde, nicht vielleicht nachträglich solches noch liefern? Könnte sie nicht vielleicht den ganzen Organismus aus sich hervorgehen lassen? Sie kann es nicht, so haben die experimentellen Versuche von H. E. Crampton entschieden. Steht dieses Ergebnis nicht im Widerspruch mit der Regenerationstheorie? Hierauf ist zu antworten, dass nach ihr nur das ganze, nicht das halbe Ei das Individuum zu regeneriren hat; dass also bei Eiern mit determinirtem Furchungstypus nicht jede Furchungszelle das Ganze zu reproduziren, sondern jede Zelle nur bestimmte Teile des Ganzen zu liefern hat. Eine solche Zelle hat hiernach ein frühzeitig beschränktes Regenerationsvermögen; ihr Verhalten steht dagegen nicht im Widerspruch mit der Theorie der ontogeneti-

schen Regeneration. Wie ist aber jener Kräftemangel der fraglichen Zelle zu deuten? Kern und Plasma des ungefurchten Eies haben sich offenbar an der Produktion des Mesoplasma, das der zweiten Zelle zufällt, erschöpft und die erste Zelle vermag nicht sofort, vielleicht nie mehr, neues Mesoplasma aus sich hervorzubringen.

Beziehungen bestimmter Plasmaarten des Eies zu bestimmten Organen des sich entwickelnden Embryo sind im Lauf der letzten Jahre an vielen Eiern aufgedeckt worden; von ihnen wird in einem späterén Abschnitt dieser Schrift die Rede sein. Hier ist nur hervorzuheben, dass Rabl die Ansicht vertritt, nicht blos in Eiern mit determinirter Furchung, sondern wahrscheinlich in allen Eiern seien verschiedene Plasmaarten zu unterscheiden, die zur Bildung bestimmter Organe des Embryo in bestimmten Beziehungen stehen.

Welche Rolle spielt nun aber hierbei der Kern der Ei- und Furchungs-Zellen? Kommt ihm, wie Löb meint, der Hauptsache nach nur etwa die Rolle eines Oxydationszentrums zu? Rabl erörtert, um auf die hier sich einstellenden Fragen eine orientirende Antwort geben zu können, die Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma und kommt bezüglich der Teilungsverhältnisse zu dem Ergebniss, dass die Teilung der Kerne und ihrer Chromosomen stets eine qualitativ gleiche ist, die des Protoplasma aber nur so lange, als es sich um gleichwertige Zellen eines und desselben Gewebes handelt; schon in frühen Stadien der Entwicklung ist sie jedoch qualitativ verschieden. Und diese Verschiedenheit wirkt alsbald auf die Kerne zurück, so dass auch diese qualitativ verschieden werden. Nur in solchen Zellen behalten auch die Chromosomen ihre ursprüngliche Beschaffenheit bei, in denen auch das Protoplasma seine ursprüngliche Beschaffenheit bewahrt.

Die Kontinuität der Keimesorganisation, die wir schon aus theoretischen Gründen anzunehmen gezwungen sind, hat nach Rabl ihren Grund in letzter Linie nur in einer qualitativ ungleichen Teilung des Protoplasma bei qualitativ gleicher Teilung des Kerns Die Qualitäten der Teile des Kerns können nur bei qualitativ gleicher Teilung des Protoplasma unverändert erhalten bleiben; ungleiche Teilung des Protoplasma hat auch eine qualitative Veränderung des Kerns im Gefolge.

Eine blos auf einen einzelnen Zellenbestandteil beschränkte „Vererbungssubstanz“ kann es nach Rabl nicht geben. Zur

Vererbung, zur Wiederholung der Entwicklungsprozesse, als deren Endergebnis die Eigenschaften der Eltern im Kinde wieder erscheinen, sind vielmehr alle Zellbestandteile in gleicher Weise nötig.

Trefflich orientiert folgende Stelle über die Gedanken Rabls über das Wesen der Entwicklung: „So ist ein Differenzierungsschritt die notwendige Vorbedingung des nächstfolgenden, sowie er andererseits mit Notwendigkeit aus dem vorhergehenden folgt. Stufe für Stufe muss erklommen werden und jede ist durch ganz bestimmte Differenzierungsvorgänge charakterisiert. Und wenn sich dann vom fertigen Organismus eine Keimzelle löst, selbständig wird und ein eigenes Leben beginnt, so wiederholt sich an ihr dieselbe Reihe von Vorgängen, die der elterliche Organismus während der langen Zeit seiner Entwicklung durchlaufen hat. Diese Wiederholung aber ist es, was wir als Vererbung bezeichnen, und wenn wir die Eigenschaften der Eltern am Kinde wieder auftreten sehen, so beruht dies lediglich auf der gleichen Art des Ablaufes bestimmter entwicklungsgeschichtlicher Prozesse. Die Eigenschaften der Eltern wiederholen sich am Kinde, weil sich die Vorgänge wiederholen, als deren Endresultat uns jene Eigenschaften erscheinen."

Die Studie schliesst mit folgendem interessant gebauten Satze: „So erscheint uns denn die Entwicklung eines Organismus im Grunde nur als eine kontinuirliche Kette chemischer Vorgänge, gebunden und regulirt durch ein bestimmtes anatomisches Substrat."

Lege ich den Ausführungen Rabls die uns beschäftigende Theorie der ontogenetischen Regeneration zu Grund, so ist in der Tat kaum ein wesentlicher Zug in ihnen bemerkbar, der sich ihr nicht harmonisch einfügen würde. Schon an einer vorausgehenden Stelle habe ich hervorgehoben, man müsse nicht nur eine morphologische, sondern auch eine chemische und daraus hervorgehend eine Regeneration der Funktionen, eine physiologische Regeneration unterscheiden. Von der Triebkraft zu allen diesen Wiederholungen ist indessen bei Rabl nicht die Rede. Ich suche sie in der zwangsweisen Ersatzleistung der erlittenen morphologischen, chemischen, funktionellen Verluste.

In der 3. Lieferung des Allgemeinen Teils des vortrefflichen Lehrbuchs der Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere von Korschelt u. Heider, v. J. 1909,

findet sich folgende charakteristische Aussage über das Wesen der Furchung (S. 8):

„Wenn wir Entwicklung im Allgemeinen auf drei Grundphänomene: Wachstum, Zellteilung und Differenzierung zurückführen, so ist nicht in Abrede zu stellen, dass die Teilungsvorgänge bei der Furchung am meisten ins Auge fallen, während Wachstums- und Differenzierungsprozesse mehr in den Hintergrund treten. Ist nun Furchung wirklich nichts anderes als gesetzmässige Zerlegung der Eizelle in eine Anzahl bestimmt orientierter Bruchstücke? Auf den ersten Blick möchte es vielfach so scheinen, besonders wenn wir die ausgezeichneten Fälle determinativer Furchung ins Auge fassen wie sie neuerdings bekannt geworden sind. Es sind dies jene Fälle, in denen schon am ungefurchten Ei bestimmte Zonen oder Regionen durch Pigmentverteilung gekennzeichnet erscheinen (z. B. Strongylocentrotus nach Boveri, Styela nach Conklin u. A.). Hier erkennt man, dass der abgefurchte Keim ungefähr dieselbe Verteilung von differenten Substanzen aufweist, wie sie schon am ungefurchten Ei vorhanden war. Es hat sich also durch die Furchung, wie es scheint, eigentlich wenig an der Struktur des Ganzen geändert."

Der Autor bemerkt nun, man dürfe diesen Gesichtspunkt, der in manchen Schriften über Embryologie anklinge, nicht zu einseitig in den Vordergrund rücken, da es an Veränderungen verschiedener Art nicht fehle; über den wahren Grund jedoch, der die eigentümliche und auffallende Erscheinung der Furchung erklären würde, vermisse ich eine Angabe.

Um diese Furchung zu erklären, ist es notwendig, auf die Wachstumsperiode des ovarialen Eies zurückzugreifen. Ei- und Samenzellen entwickeln sich bekanntlich nach verschiedenen Richtungen, in Anpassung an die ihnen bei der Fortpflanzung zufallenden Aufgaben. Jene sammeln reichlich Plasma in sich auf und bestimmen dadurch in erster Linie die Grössenverhältnisse des der Furchung unterliegenden Materials und damit des künftigen Embryo selbst; dasselbe Plasma hat auch als erster Ernährungsstoff zu dienen. Ganz anders die Samenzellen; sie gestalten sich zu kleinen beweglichen Gebilden, welche das Ei aufzusuchen und sich mit ihm zu verbinden haben.

Warum benutzt man nicht diese Grundlage, um auf ihr zu einem Verständnis der Furchung vorzudringen? Um so mehr muss dies geschehen, als wir gegenwärtig über die Kern-

plasmarelationen des befruchteten Eies und der Furchungszellen gut unterrichtet sind. Das Verhältnis der Kernmasse des befruchteten Eies zum Volumen des Zellplasma ist bekanntlich zu Gunsten des Zellplasma beträchtlich verschoben. Dieses ist weit mächtiger geworden, als es einer einzelnen Zelle gebührt. Man muss in ihm bereits den Vielzellencharakter erblicken, der ja in der Tat alsbald zur Verwirklichung gelangt, wobei zugleich die Kernmasse sich reichlich vermehren wird. Mit anderen Worten: Nicht allein die gewaltige Plasmaanhäufung im Ei, sondern auch die Furchung ist als eine Anpassuug an die Fortpflanzungsbedingungen zu betrachten. So erscheint die Furchung als eine rasche Nachholung von Teilungen, die während des ovarialen Eiwachstums versäumt worden sind und versäumt werden mussten, wenn die nahende Befruchtung ihr Ziel erreichen sollte. So betrachtet verliert die Furchung alles Auffallende und Fremdartige und schliesst sich einfach an bekannte Dinge an. Wobei selbstverständlich die Anpassung selbst immer eine bewundernswerte Erscheinung bleibt. Man darf nicht einwenden, die Rücksicht auf die Abstossung der Polzellen trete einer solchen Auffassung hindernd entgegen. Deren Abstossung verzögert sich aus den gleichen Gründen, wie die Furchung selbst. Sie werden vom reifenden Ei als Substanz mitgeschleppt, bis die rechte Zeit zu ihrer Abstossung, nämlich die Zeit der Befruchtung, gekommen ist. Dann erfolgt ihre Abgliederung, deren spätes Auftreten somit ebenfalls als eine Anpassungserscheinung aufzufassen ist.

Wenden wir uns zu einem anderen, sich auf die Furchung beziehenden Abschnitt des gleichen Werkes, so finden wir auf S. 14 und 15 eine gediegene Schilderung der Furchung mit determinativem und der Furchung mit nicht determinativem Charakter und entnehmen daraus folgendes

Als Beispiele mit determinativem Charakter werden die Eier der Anneliden, der Mollusken, (mit Ausnahme der Cephalopoden) und der Ascidien angeführt. In diesen Fällen sind schon im befruchteten, aber noch ungefurchten Ei bestimmte Regionen des Eiplasma zu finden, welche durch verschiedenen Inhalt an Nahrungsdottersubstanzen, durch das Vorhandensein oder Fehlen bestimmter Pigmente, durch hellere oder trübkörnige Beschaffenheit des Protoplasma, durch die Anwesenheit feinster, mit bestimmten Färbungsmethoden darstellbarer Granula u. s. w. gekennzeichnet sind Im Verlauf der Furchung

nun werden die schon im Ei zu unterscheidenden Substanzen schärfer von einander getrennt und auf bestimmte Blastomeren verteilt, wie schon oben (S. 15) an einem Beispiel erläutert worden ist. In diesen Blastomeren aber sind die Anlagen bestimmter Organe enthalten. Folglich sind diese Organanlagen auch schon an ungefurchten Eiern erkennbar.

„Den Eiern dieses Typus fehlt," fährt unser Autor fort „soviel wir wissen, fast jedes Regulationsvermögen, d. h. die Fähigkeit, Störungen oder Verluste durch Umarbeitung des Keimes auszugleichen Die Blastomeren sind in diesen Fällen nicht vertauschbar. Die Entwicklung ist „Mosaikarbeit", und die Blastomeren erscheinen durch ihren Inhalt an bestimmten „organbildenden Substanzen" für ein bestimmtes Schicksal determiniert."

Was die Beurteilung dieses Furchungstypus betrifft, so erinnert der Autor daran, dass die Stadien der Embryonalentwicklung hier meist sehr rasch durchlaufen werden. Der Furchungstypus findet sich bei Formen, welche im allgemeinen frühzeitig zu selbständiger Lebensführung (als Larven) befähigt sind. „Man hat daher vielfach den Zweck dieser Einrichtung in einer durch frühzeitige Sonderung („precocious Segregation") ermöglichten Abkürzung des Embryonallebens erblickt. Möglicherweise handelt es sich aber auch um Einrichtungen zu grösserer Sicherung eines normalen Entwicklungsresultates. Man steht, wenn man die Fälle von determinativer Furchung überblickt, unter dem Eindrucke eines mit grösserer Präzision arbeitenden Mechanismus."

Als Beispiele nicht determinativer Furchung werden die Eier der Vertebraten, der Insekten, des grössten Teils der Arthropoden überhaupt, ferner der Cephalopoden, der meisten Echinodermen erwähnt. Der anscheinend einfacheren Eistruktur entspricht ein meist bedeutendes Ausgleichungsvermögen gegenüber vorkommenden Störungen. Die verschiedenen Substanzen des Eiplasma sind mehr gleichmässig im Eiinnern verteilt oder weniger scharf gegen einander abgegrenzt.

Organbildende Keimbezirke lassen sich daher am ungefurchten Ei nicht wahrnehmen. Die Furchung „erscheint dadurch gekennzeichnet, dass alle Differenzierungsprozesse, welche zur Bildung der Keimblätter oder bestimmter Organanlagen führen, erst verhältnismässig spät an einem aus zahlreichen Zellen bestehenden Keime einsetzen. Während der Furchung und noch später besteht der Embryo aus einem gleichartigen

Zellmaterial. Histologische Differenzen zwischen den einzelnen Blastomeren sind meist nicht hervorstechend, oft kaum angedeutet."

Als ein Vorteil dieses weniger strengen, mehr lockeren Entwicklungsmechanismus gegenüber dem vorigen wird die grössere Anpassungsfähigkeit betrachtet.

Wie sind von unserem Standpunkt aus diese Dinge zu beurteilen? Schon auf S. 14 ist der Weg bezeichnet, der uns zum Ziele führt. Kurz gesagt, besitzen die Eier und die aus ihnen hervorgeheneen Blastomeren gegenüber eingetretenen artifiziellen Eingriffen eine verschieden grosse Regenerationsfähigkeit, die von der totalen d. i. ontogenetischen Stufe durch die organogenetischen bis zur assimilativen herab sich erstreckt. Den Hauptverlust, d. i. den Verlust des Soma und des Geschlechtszellenlagers vermögen sowohl die Eier mit determinierter als auch die Eier mit aterminierter Furchung durch ontogenetische Regeneration zu ersetzen: beiderlei Eier bringen ganze Individuen zu Tage. Ihnen und ihren Abkömmlingen, den Blastomeren, soweit sie sich zu somatischen Zellen entwickeln werden, auch noch die Aufgabe aufzuerlegen, künstlich gesetzte neue Verluste zur Ausgleichung, zur Wiederherstellung zu bringen, ist wahrlich eine ungeheure Zumutung [1]. Aber die Eier und ihre Abkömmlinge, die Blastomeren, sind mit so starken Kräften begabt, dass grosse Gruppen von Keimen, selbst wenn ihnen eine oder mehrere Blastomeren entzogen worden sind, dennoch ganze Individuen (Soma + Keimzellenlager) hervorzubringen vermögen. Eine andere Gruppe von Eiern ist schwächer ausgerüstet; sie vermögen dies nicht; sie begnügen sich mit der Erfüllung der ihnen gesetzten normalen Aufgaben; wird ihnen ein Blastomer entzogen, so ist ein Ausfall die Folge. Zwischen beiden Extremen gibt es nun eine Menge von Zwischenstufen.

Werden einzelne Blastomeren vom determinierten Typus zur Weiterentwicklung gebracht, welche generative Zellen (allein oder mit somatischen vergesellschaftet) den Ursprung geben sollen, welches wird der Erfolg sein? Sie werden vermutlich ganze, aber kleinere Individuen liefern. Doch ist hier noch ein grosses Untersuchungsfeld für experimentelle Forschung

---

1) Nicht die Theorie der ontogenetischen Regeneration muss sie stellen.

offen; wir befinden uns zur Zeit noch in den Anfängen der Ausbeutung dieses verheissungsvollen Gebietes.

Doch ist hier noch ein anderer Punkt zur Sprache zu bringen.

Alle Beobachter haben es als eine höchst merkwürdige und befremdende Tatsache empfunden, dass schon das reifende und reife Ovarialei organbildende Keimbezirke erkennen lassen kann. Von unserem Standpunkte aus ist diese Tatsache nichts weniger als befremdlich, sondern sie liegt ganz im Gebiete des zu Erwartenden. Die ontogenetische Regeneration beginnt nämlich nicht erst mit der sogenannten Reife des Eies und mit der Befruchtung, sondern weit früher. Die ganze Wachstumsperiode des ovarialen Eies gehört bereits der ontogenetischen Regeneration an, wie ich das auch schon in meiner vorausgehenden Abhandlung hervorgehoben habe. Der wirkliche Anfang des weiblichen Keimes ist hiernach keineswegs das reife Ei, sondern das Oogonium. Die sogenannte Wachstumsperiode ist nichts anderes als der Zeitraum der ersten Stufe der ontogenetischen Regeneration. Sie endigt mit der erlangten sogenannten Reife, zu welcher Zeit die bis dahin mitgeschleppten Polzellen abgegliedert werden und die Befruchtung eintritt. Ihr folgt die zweite Stufe, die sich von der Zeit der Befruchtung bis zur Erreichung der Endform des Individuums erstreckt und viele bedeutende Unterabteilungen einschliesst; es ist die Vielzellenstufe, gegenüber der früheren Einzellenstufe.

Wenn nun das Ei auf der ersten Stufe der ontogenetischen Regeneration schon deutliche organbildende Keimbezirke zur Entwicklung bringen kann, so hat dies durchaus nichts Auffallendes, sondern es liegt ganz in der Natur der Sache. Ja man kann behaupten, es wäre auffallend, wenn es sich anders verhalten würde. Dieses Materialbestandes und dieser Materialsonderung bemächtigt sich nun mit dem Beginn der sich anschliessenden zweiten Stufe der ontogenetischen Regeneration die Furchung und führt das Uebernommene weiteren Gestaltungen entgegen. Die Furchung ist hiernach nicht als ein Anfang der Entwicklung des Individuums zu betrachten, sondern als eine weit in die Entwicklungsbahn hinausgeschobene Erscheinung.

Man erkennt leicht, dass das Angegebene auch ohne Beziehung zur Theorie der ontogenetischen Regeneration seine Berechtigung besitzt.

Man denke nur an die Entwicklung parthenogenetischer Eier, man denke auch an die Entwicklung der Sporen zu fertigen Individuen, und man wird sich dadurch die Uebersicht beträchtlich erleichtern

Wie aber verhält es sich in dieser Hinsicht mit den Spermien? Von unserem Gesichtspunkt aus ganz wie mit den reifen Eiern, den Ovien. Auch sie sind nicht Anfänge, sondern Spätgebilde, wie ihre Homologa. Man muss die Spermien zurückverfolgen bis zur Stufe der Spermatogonien, um den wahren Anfang des männlichen Keimes vor sich zu haben. Hierüber wird an späterer Stelle noch ausführlicher die Rede sein.

Wenn Ovium und Spermium sich nun in der Befruchtung miteinander verbinden, so treffen sich nicht zwei Anfänge, sondern zwei beträchtlich weit entwickelte Keime, allerdings beide unter Reduktionserscheinungen der bekannten Art

So erscheinen uns denn bei dieser Betrachtungsweise plötzlich sonst kaum verständliche Dinge leicht verständlich, einfach und natürlich. Sie fügen sich insbesondere auch ohne Schwierigkeit der hier vorzutragenden Theorie der ontogenetischen Regeneration.

Die Gegenwart hat die Pflicht zu erfüllen, auch ältere Stimmen von Bedeutung über die Fragen zu hören, mit denen sie sich beschäftigt. Wie hat sich die frühere Zeit unserem Gegenstand gegenüber verhalten? Mit welchen Grundlagen und mit welchen Kräften hat die nähere und entferntere Vergangenheit zu diesem Thema Stellung genommen? Wir wollen in dieser Hinsicht für jetzt nur die Stimmen von K. E. v. Baer, von I. W. Goethe und von C. Fr. Wolff vernehmen, andere für eine spätere Gelegenheit bewahrend.

In einer Rede vom Jahre 1864 über „Das allgemeinste Gesetz der Natur in aller Entwicklung“ spricht sich Baer folgendermassen aus:

„Die Organisationsformen, diese durch Zeugung zusammenhängenden Reihen, scheinen bleibende Gedanken der Schöpfung; die Individuen sind vorübergehende Darstellungen dieser Gedanken. Nur diese sind dem Tode geweiht und nur die Wiederholung der Neugestaltung ist bleibend. So sehen wir in der Gesamten Natur für die Erhaltung des Individuums nur schwache Mittel aufgeboten, für die Erhaltung der Art aber die stärksten. Der heftigste Trieb führt die Geschlechter zusammen.

Je schwächer die Individuen, desto grösser die Fruchtbarkeit, damit ihre Schwäche nicht zur Gefahr für das Ganze werde. Bei weitem die meisten Tiere kämpfen nur einzeln für die Selbsterhaltung, aber zur Zeit der Paarung und Erziehung der Jungen treten viele zu Familien zusammen und kämpfen mit gemeinschaftlichen Kräften. Das schwache Tier wird stärker, das feige mutig."

„Es könnte auf den ersten Anblick den Schein haben, als sei es ein gezwungener Ausdruck, sämtliche durch Zeugung aus einander entwickelte Individuen für einen zusammenhängenden Gedanken der Schöpfung zu halten, da man sie vielmehr als eine Reihe nicht zusammenhängender Wiederholungen desselben Gedankens, von denen jede in Zeugung, Wachstum und Tod ihren Auf- und Untergang hätte, betrachten könnte, gleichsam als eine Reihe nicht zusammenhängender Blasen. Allein diese Ansicht würde nur aus einer oberflächlichen Betrachtung des Zeugungsverhältnisses im Menschen und den höheren Tieren hervorgehen, denn in der Tat geht ein wirklicher Zusammenhang des Lebens durch alle nachfolgenden Geschlechter hindurch, und die ganze Reihe ist mehr einer Schnur zu vergleichen, die in Absätzen angeschwollen ist. Die Zeugung nämlich ist keine Neubildung, sondern eine Umbildung, nur eine besondere Form des Wachstums, und sie ist auf den niederen Stufen der Organisation durchaus mit dem Wachstum zusammenfallend."

Einige Beispiele übergehend, die zur Beweisführung gewählt sind, führe ich nur das letzte an; „Ja, es gibt Würmer, an denen das hintere Ende des Leibes von Zeit zu Zeit abfällt, um ein selbständiges Leben zu führen. Das neue Individuum war hier nicht nur der Idee nach und kurze Zeit, sondern in voller Wirklichkeit und lange ein Teil des Mutterkörpers und noch ehe es sich ganz gelöst hat, fängt schon sein eigenes hinteres Ende an, sich für die Ablösung vorzubereiten. Wir haben also nicht bloss zu denken, nein, wir sehen, dass die Zeugung hier nichts ist als eine Fortsetzung des Wachstums, ein Wachsen über die Schranken der eigenen Individualität hinaus."

Aus dem Mitgeteilten wollen wir folgende zwei Sätze besonders festhalten: Zeugung ist keine Neubildung, sondern eine Umbildung, nur eine besondere Form des Wachstums. Zeugung ist ein Wachsen über die Schranken der eigenen Individualität hinaus.

Der Redner schliesst den der Zeugung gewidmeten Teil seines Vortrages mit folgender Umkehrung: „Ich darf nicht zweifeln, dass meine geehrten Zuhörer mir den Einwurf machen werden, dass ich etwas Unbekanntes durch etwas Unbekanntes erläutere, wenn ich die Zeugung auf das Wachstum zurückführe. Diese Bemerkung ist auch ganz gegründet, und man könnte mit demselben Rechte sagen, das Wachstum ist eine fortgesetzte Zeugung, da ja das genannte Individuum sich allmählich neu bildet. Ich habe eben jenen Ausdruck gewählt, weil man in der Regel nur in der Zeugung ein Geheimnis sucht und das Wachstum zu verstehen glaubt. Es würde mir daher nur erfreulich sein, wenn ich es mehr zum Bewusstsein gebracht hätte, dass dasselbe Geheimnis auch im Wachstum ist. Der Naturforscher aber findet bald, wenn er sich nach mannigfachen Richtungen auf seinem Felde bewegt, überall ein Geheimnis, er erkennt aber auch, dass alle diese Geheimnisse sich auf ein allgemeines Geheimnis zurückführen lassen, — es ist die Schöpfung selbst. Ist dieses eine Geheimnis gegeben, so lassen sich alle übrigen aus ihm herleiten. Den Grund der Schöpfung kann er mit seinem Denkvermögen nicht erreichen. Nur in einer inneren Ahnung erkennt er, dass ein solcher Grund da sei.

„Seine Aufgabe ist nur, die Mittel durch Beobachtung zu finden, durch welche die Schöpfung bewirkt wurde und noch bewirkt wird, denn sie ist offenbar noch fortgehend zu finden. Der wahre Inhalt der Naturforschung ist eben die Schöpfungen-Geschichte selbst, und alle Einzelheiten, mögen sie noch so gross oder so klein sein, führen auf diese zurück."

Ich muss es dem Leser überlassen, sich über den Inhalt des Mitgeteilten ausgiebig zu orientieren und Anregungen mitzunehmen, die ganze Rede zu lesen. Baer war übrigens mit seiner in obigen Sätzen enthaltenen Erklärung der Zeugung weniger zufrieden, als es scheinen mag. Dies geht aus anderen Schriften von ihm deutlich hervor, in welchen er die Hoffnung ausspricht, es werde dereinst vielleicht gelingen, die Geheimnisse der Zeugung und Entwicklung auf die allgemeinen Grundlagen des Naturgeschehens zurückzuführen.

Ich habe mir die Frage vorgelegt, was unser grosser Führer auf dem Gebiet der Entwicklungsgeschichte zu dem Versuch eines Neueren sagen würde, die individuelle Entwicklung aus dem Ei als Wiederersatz der von diesem erlittenen Verluste aufzufassen; aber ich bin zu keinem sicheren Ergebnis gelangt.

Goethe, der Dichterfürst, ist bekanntlich auch ein Führer auf dem Gebiete der Natur. In Goethes Unterhaltungen mit dem Kanzler Friedrich v. Müller (herausgegeben von C. A. H. Burkhardt, Stuttgart u. Berlin, J. G. Cotta.) ist Nr. 275 vom Freitag d. 3. Juli 1830 für uns von Bedeutung.

Die Müllerschen Aufzeichnungen von dieser Unterhaltung haben folgenden Wortlaut:

„Lob meiner Rede am Johannisfest: Ein mässiger Enthusiasmus wie er sich notdürftig rechtfertigen lässt, alles wohl zusammengestellt, gute rhetorische Motive. Ich bin alt genug, um das, was mir zu Ehren geschrieben wird, wie ein Unparteiischer beurteilen und loben zu können. Vorzeigung einer herrlichen Handzeichnung von Carracci. ein Wunder mit verwandelten Rosen vorstellend. Einstimmung in mein Lob des âne mort et de la femme guillotinée. Dann äusserte er: Der ärgerliche Fall mit Reinhards Schwiegersohn ist ein wahrhaft tragischer; denn tragisch nenne ich eine Situation, aus der kein Ausgang war, keine Komposition (?) gedenkbar ist. Zufriedenheit mit meinen Aeusserungen über die Geschichte seines botanischen Studiums: Man darf die Grundmaxime der Metamorphose nicht allzubreit erklären wollen; wenn man sagt, sie sei reich und produktiv wie eine Idee, ist es das beste. Man muss lieber sie an einzelnen Beispielen verfolgen und anschauen. Das Leben kehrt ebensogut in der kleinsten Maus wie im Elefantenkoloss ein und ist immer dasselbe; so auch im kleinsten Moos wie in der grössten Palme. Als ich sagte: das unendlich üppige Entfalten des kleinsten Samenkorns zu einem riesenhaften Baume sei wie eine Schöpfung aus nichts, erwiderte er; ja, aus etwas. Verstünde die Natur nicht, auch das Kleinste, uns gänzlich Unmerkbare im Raume zusammenzuziehen und zu konsolidieren, wie wollte sie es da anfangen, ihren unendlichen Zwecken zu genügen?“

Der letzte Satz ist zwar teilweise etwas dunkel und möglicherweise nicht ganz wörtlich und zu sehr abgekürzt wiedergegeben. Um so deutlicher ist die Antwort „Ja, aus etwas“, auf das Nichts des Kanzlers. Der Riesenbaum ist keine Schöpfung aus nichts, das Samenkorn aber eine Zusammenziehung, ein Gedanke, welcher der damaligen, nicht 100 Jahre entfernten Zeit ganz geläufig und angemessen erscheint.

Würde ein dritter, bei jener Unterhaltung Anwesender, etwa Eckermann oder Dr. Vogel, der Zeit vorgreifend,

die Aeusserung gewagt haben, das Samenkorn sei vielleicht ein in Entwicklung begriffenes Fragment des Riesenbaums, so würde es höchst interessant gewesen sein, zu erfahren, welche Gegenäusserung dabei gefallen wäre. So aber sind wir leider nur dem Spiel von Mutmassungen überlassen.

C. Fr. Wolff, der berühmte Begründer der Theorie der Epigenese, welche die Theorie der Präformation in ihrer bisherigen Herrschaft abzulösen bestimmt war, spricht im 9. Kapitel des I. Teiles seiner Theoria generationis vom J 1759 über das erschlaffende und verschwindende Wachstum und beginnt seine Auseinandersetzung folgendermassen (Ostwalds Klassiker, C. Fr. Wolff, I, S. 57 u. f.):

„Die Beobachtung lehrt, dass die Fruchtbildung infolge einer Verminderung der zuströmenden Menge des Nährstoffs dort stattfindet, wo das einfache Wachstum der Blätter hätte fortgesetzt werden müssen; umgekehrt wird das Wachstum der Blätter dort fortgesetzt, wo die Fruchtbildung stattfinden sollte, sobald die Menge der zugeführten Säfte zunimmt." Er bezieht sich auf Linnée, Phil. bot. pg. 301, und Ludwig, Instit. § 548.

Als hinreichender Grund also, warum zu einer bestimmten Zeit in der Pflanze das Wachstum der Blätter aufhört und an Stelle derselben die Fruchtbildung beginnt, wird von Wolff die verminderte Menge des zum Orte des Wachstums beförderten Nährsaftes betrachtet

„Da sich jede Verminderung der Nahrung im Laufe der Zeit vollzieht, so werden die davon abhängenden Erscheinungen gleichfalls allmählich in den folgenden Trieben fortschreiten müssen, und zwar in der Ordnung, dass diejenigen zuerst auftreten, welche einer geringeren Verzögerung des Wachstums bedürfen, und dann jene folgen, die eine grössere Verminderung des Saftes erfordern."

So ist einzusehen, warum zuerst nur kleinere und weniger verzweigte Blätter entstehen, dann längliche ohne alle Verzweigung und schliesslich die verschlossene Axe selbst.

Es folgt hierauf die Schilderung der Geschichte der Blüte am Beispiel der Bohne.

Von der Bildung der Krone ist folgendes hervorzuheben:

„Die Krone wird langsam ernährt, besteht aus dünnen Platten, besitzt daher im Verhältnis zum Volumen eine mög-

lichst grosse Oberfläche und ist besonders im oberen Teil aus Bläschen zusammengesetzt, in denen sich der abgelagerte Saft in Ruhe befindet; hieraus erklärt sich, warum vor allen übrigen Teilen der Pflanze die Substanz der Krone der Wirkung von Luft und Wärme ausgesetzt ist und warum sie daher leichter und mehr als andre Teile aus der grünen Farbe in die weisse, gelbe, rote oder irgend eine andere übergeht "

Es folgt die Schilderung der Bildung der Staubgefässe, des Pollens, des Pistills, des Perikarps, des Samens, des Aufhörens des Wachstums.

„Nachdem endlich dies alles vollzogen ist, lehrt uns die Erfahrung, dass die Pflanze aufhört, Neues auszuscheiden, das Ausgeschiedene zu ernähren und überhaupt zu wachsen."

Das 4. Kapitel handelt vom erneuerten Wachstum (S. 80 u. f.). Das Aufhören des Wachstums hängt vom Mangel an Nahrung ab, der an den Wachstumspunkten zu bestimmter Zeit eintritt. Wenn nun von Neuem eine vollkommene Nahrung geliefert wird, so wird das Wachstum von Neuem beginnen. Eine solche Nahrung ist der Staub der Staubbeutel:

„In der Tat ist der Staub der Staubbeutel, der in Kügelchen enthalten ist, eine vollkommene Nahrung." Und ferner: „Der Embryo der neuen Pflanze entsteht also insoweit aus den Anlagen des Pollens an das Pistill, als der Pollen eine vollkommene Nahrung ist." — „Nun bezeichnen wir, wenn wir erfahren, dass nach dem Anlegen des Pollens an das Pistill und die in ihm enthaltenen Teile auf irgend eine Art der Embryo einer neuen Pflanze entsteht, diesen Vorgang, insofern er dieses leistet, als Befruchtung, den Pollen aber, insofern er daran beteiligt ist, als männlichen Samen. Es ist mithin das Anlegen des Pollens an das Pistill insoweit Befruchtung, als durch denselben eine vollkommene Nahrung geliefert wird, und der Pollen ist insoweit daran beteiligt und insoweit männlicher Samen, als er eine vollkommene Nahrung gewährt. Folglich besteht das Wesen der Befruchtung bloss in der Lieferung eines vollkommenen Nahrungsmittels, dasjenige des männlichen Samens bloss in der höchstgradigen Fähigkeit zu ernähren; die Befruchtung stellt nichts Anderes dar, als die Lieferung eines vollkommenen Nahrungsmittels an das ausgebildete Pistill und der Pollen ist, insoweit er männlicher Same ist, nichts weiter als jene vollkommene Nahrung"

In einer schliessenden Anmerkung wendet sich Wolff kurz gegen die früheren Theorien mit folgenden Worten:

„Die Wahrheit ist also höchst einfach und von ihr sind jene Behauptungen von der Aura seminalis, von der Erregung, von der Vermischung des Samens beider Geschlechter, und der daraus hervorgehenden Masse, die durch eine ihr zukommende expansive Kraft zu einem organischen Körper ausgedehnt wird, von dem schon vorgebildeten organischen Körper, der bloss vergrössert wird, von dem unkörperlichen Schein, oder der Idee, die dem Uterus innewohnt und ihn bei der Bildung des Fötus bestimmt, von andern nutzlosen Dingern u. s. w. recht weit entfernt."

Es hat über ein Jahrhundert lang gedauert, bis die Ansicht von Wolff über das Wesen der Befruchtung eine wesentliche Korrektur erfahren hat. Sein Beispiel jedoch, die Beobachtung zu ihrem Recht gelangen zu lassen, hat fortgewirkt, seiner eigenen Anschauung den Untergang bereitend.

Dennoch lassen sich gewisse Angaben von Wolff über das Wesen der Blüte im Sinn der hier vorzutragenden Fragmenttheorie verwerten.

Hiernach sind die Teile der Blüte zu deuten als die äussersten und letzten Verluste, die das pflanzliche Ei und der pflanzliche Same erlitten haben. Beide erscheinen hier als kleine Fragmente eines grossen Ganzen, die sich mit einander verbinden, um durch ontogenetische Regeneration wieder ein Ganzes hervorzubringen. Durch die neuen Ermittelungen über die Verbindung von Gameto- und Sporophyten zur Bildung von Landpflanzen wird diese Sachlage nicht geändert.

Einem Aufsatz von Friedrich Kunze entnehme ich Folgendes, um auch die Stimmen der Völker zum Recht kommen zu lassen. Er sagt: Was das tierische Ei betrifft, so enthält es die Vor- und Grundbedingungen des kommenden, selbständigen Lebens, weshalb es in der Weltentstehungslehre fast aller Völker als Symbol des Ursprungs, der Schöpfung, aufgefasst wurde. So ging nach uraltem Glauben Indiens Himmel und Erde aus einem mächtigen Ei hervor, das durch eine innere bewegende Kraft in zwei Hälften gespalten wurde. In einer frühpersischen Heiligen Schrift ist eine ähnliche Anschauung bekundet, denn es heisst darin: „Himmel und Erde und Wasser und alles andere unter dem Himmel ist so ge-

formt, wie das Ei der Vögel. Der Himmel ist über der Erde und unter der Erde einem Ei ähnlich, durch das Fingerwerk des Schöpfers Ahura geformt. Die Erde wird innerhalb des Himmels eingeschlossen wie das Gelbei.“ Nach ägyptischer Auffassung war im Ei nicht nur der Keim aller Dinge verborgen, sondern selbst allmächtige Gottheiten harrten darin ihrer Entwicklung. Mithin war das mystische Ei in der morgenländischen Götterlehre ein Symbol des Anfangs, ein Bild der schöpferischen Hervorbringung. Man will selbst den bekannten Speisegebrauch der alten Römer, bei gewissen Festen zum Beginn der Hauptmahlzeit ein Ei zu verzehren (ab ovo usque ad mala = vom Ei bis zu den Aepfeln), mit jener altersgrauen Ursprungssymbolik in direkte Verbindung bringen. Daher ist es auch erklärlich, dass an dem prunklosen Ei in Ansehung seiner göttlichen Triebkraft ein vielvermögender Zauber haftet, wofür der üppig wuchernde Völkerglaube Hunderte von Beispielen zu liefern vermag.

Fragen wir, was ist in der Auffassung der Völker ein Kind? so erhalten wir die zutreffende Antwort: Ein Kind ist ein durch Zeugung aus einem Ei hervorgegangenes junges Wesen der gleichen Art. Einfacher noch können wir gegenwärtig sagen: Ein Kind ist ein aus Teilen der Eltern hervorgegangenes junges Wesen der gleichen Art, mit der Bestimmung, dereinst wieder Mutter oder Vater zu werden.

II. Erste Stufe der ontogenetischen Regeneration.

Die erste Stufe der ontogenetischen Regeneration erstreckt sich vom Auftreten der ersten Individualzelle oder des Ontoblasten bis zur Befruchtung. Da diese Stufe wesentlich im Ovarium und im Spermarium abläuft, kann sie auch die ovariale und testikulare Stufe, und da sie in parthenogenetischer und in ephebogenetischer Weise abläuft, kann sie auch die partheno- und ephebogenetische Stufe genannt werden.

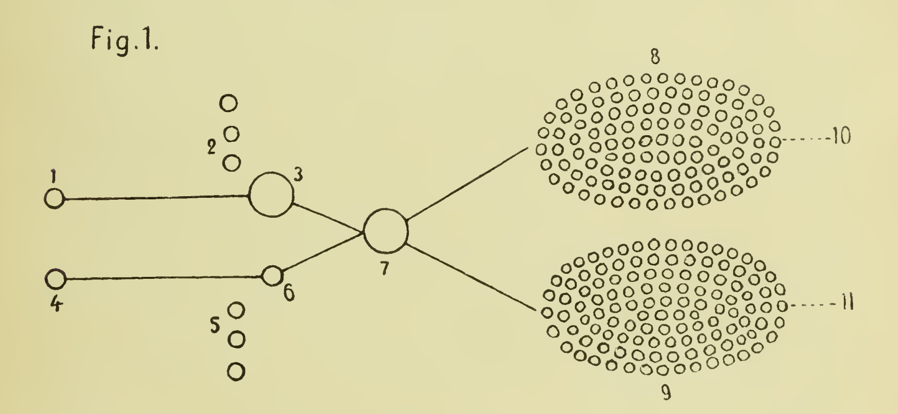


Fig. 1. Schema der ontonogetischen Regeneration eines Ontoblasten (1) zum Individuum (8 + 9).

Erste Stufe der Regeneration von 1 zu 3;
Zweite Stufe der Regeneration von 7 zu 8 und 9.

1. Ontoblast = terminales Oogonium = Frühstufe einer Oocyte I. Ordnung; 2 Richtungskörperchen; 3. Ovium; 4. Ontoblast = terminales Spermatogonium = Spermatocyte III. Ordnung = Spermide; 5. Spermiden; 6. Spermium; 7. Spermovium; 8. Soma; 9. Geschlechtszellenlager; 10. eine einzelne somatische Zelle; 11. eine einzelne Geschlechtszelle auf der Stufe des Ontoblasten.

1. Die erste Zelle des neuen Individuums.

Im Hinblick auf die Genealogie der beiderlei Geschlechtszellen einerseits, andrerseits auf die grundlegende Bedeutung des Gegenstandes und dessen unsichere bisherige Entscheidung, ist die Frage sehr wohl gerechtfertigt, mit welcher Zelle denn das neue Individuum sein Dasein beginnt.

Beginnt ein neues Individuum sein eigenes Dasein etwa schon mit einer Zelle des Epithelium germinativum des Eierstocks und Hodens? Oder erst mit einer reifen Ei- und Samenzelle und deren gegenseitiger Verbindung?

Mit der geschehenen Verbindung, pflegt man zu antworten und hat in gewisser Hinsicht auch ein Recht dazu. Für unsere Aufgabe genügt jedoch diese Antwort nicht; wir sind vielmehr genötigt uns weiter umzusehen.

Gehen wir also von den Sporen aus und fragen, welche Spore das neue Individuum zu liefern hat? Jene offenbar, welche nicht mehr durch Teilungen neue Sporen bildet, sondern durch ihre weitere Entwicklung sich in das neue Individuum fortsetzt. Und nicht die reife Spore erst, wenn man so sagen will, sondern deren unreifste Form ist als der erste wahre Ausgangspunkt des neuen Individuums zu bezeichnen. Die Reifung und weitere Entwicklung der unreifen Spore ist schon Entwicklungsbahn des neuen Individuums, in unserem Sinn aber Vollzug der ontogenetischen Regeneration d. h. Ersatz der Verluste alle, die von der Spore bis zu ihrer Entstehung erlitten worden sind. Diese Ausgangsstufe hat für unsere Aufgabe selbstverständlich den allergrössten Wert. Sie sei daher mit einem besonderen Namen hervorgehoben: es ist die Stufe des Ontoblasten; dieser immer in dem Sinne aber zu verstehen, dass der Ontoblast als der erste Verlustträger zu gelten hat.

Betrachten wir nun die entsprechenden Verhältnisse bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern, so müssen wir also Bedenken tragen, das reife parthenogenetische Ei, das die eine Polzelle abgeschieden hat, als den wirklichen Ontoblasten anzuerkennen. Nicht die reife Eizelle, sondern gerade deren unreifste Form ist der Ontoblast, den wir suchen. Jene Eizelle also, welche nicht mehr durch Teilungen neuen Eizellen ihres Gleichen den Ursprung gibt, sondern durch Wachstum sich unmittelbar zum neuen Individuum ausbildet,

ist im unreifsten frühesten Zustand der von uns gesuchte Ontoblast. Seine Reifung ist bereits individuelle Entwicklung, in unserem Sinn ein Stück der individuellen Regeneration, zugleich ein Stück unizellulärer Regeneration. Dieses Stück stellt eine ansehnliche Strecke der individuellen Regeneration dar und hat im Kern und im Zellplasma nicht nur gewaltige Vergrösserungen, sondern auch Umbildungen erfahren, welche die sich anschliessende Stufe multizellulärer Regeneration einfach benutzt für die Ziele der sich vollendenden Regeneration. Das reifende parthenogenetische Ei ist hiernach als das wachsende sich regenerirende Individuum selbst zu beurteilen.

Wie verhält sich die Angelegenheit bei bisexualer Fortpflanzung? Wo ist hier der Ontoblast in unserem Sinn zu suchen?

Schon in meiner ersten Studie (1908) habe ich darauf hingewiesen, es seien Gründe vorhanden, nicht erst das reife und befruchtete Ei als den ersten Ausgangspunkt des neuen Individuums zu betrachten; man müsse vielmehr mindestens bis zum Primordialei zurückgehen, um die rechte Stufe zu treffen.

Auch jetzt ist zu sagen, jenes frühe Ei, welches nicht mehr durch Teilungen neuen Eiern den Ursprung gibt, sondern sich durch Wachstum und andere Vorgänge in das neue Individuum unmittelbar fortsetzt, ist als Ontoblast in unserem Sinne anzusprechen, und zwar als der von der Mutter gelieferte, als mütterlicher oder ovarialer Ontoblast.

Bei der bisexualen Fortpflanzung gibt es aber, der Natur der Sache gemäss einen zweiten Ontoblasten, das ist der vom Vater gelieferte, väterliche oder testikuläre Ontoblast. Unter ihm ist jene Samenzelle zu verstehen, welche dem weiblichen Ontoblasten genetisch homolog ist, jene also, welche nicht mehr neue Samenzellen ihrer Art liefert, sondern allmählich einem reifen Samenfaden, einem Spermium den Ursprung gibt.

Fassen wir die genealogische Tabelle ins Auge, welche den Anschauungen von Th. Boveri, O. Hertwig und W. Waldeyer entspricht und die den gegenwärtigen Stand der Wissenschaft in der Lehre von dem Stammbaum der Geschlechtszellen wiederspiegelt, so unterscheidet jenes Schema drei Zonen im Werden der Geschlechtszellen. Die erste der Zonen stellt die Keimzone dar, für Eier und Samen Die zweite oder mittlere Zone führt den bezeichnenden Namen

Wachstumszone; die dritte endlich ist Reifezone genannt.

In welcher von diesen drei Zonen haben wir unsere Ontoblasten, als die Ausgangspunkte der ontogenetischen Regeneration zu suchen? Hierüber kann nicht der mindeste Zweifel obwalten: der Ausgangspunkt liegt an der Grenze der ersten und zweiten, d. i. der Keim- und Wachstumszone. Die terminalen Spermatogonien und Oogonien, oder die Frühstufen der Spermiden und der Oozyten erster Ordnung, wie die gebräuchliche Terminologie sie nennt, das sind die von uns gesuchten Ontoblasten testikulären und ovarialen Ursprungs. Durch ihr weiteres Wachstum setzen sich die Ontoblasten ovarialer Abkunft unmittelbar in das neue Individuum fort, auf dem Wege ontogenetischer Regeneration.

Die ganze Wachstumszone des erwähnten genealogischen Schema enthält hiernach, was zunächst die Eier betrifft, ausschliesslich bereits sich regenerierende Individuen. Und zwar auf parthenogenetischem Wege sich regenerierende Individuen. Ein ansehnlicher, grundlegender Teil der ontogenetischen Regeneration der Individuen wird folglich innerhalb des Ovarium und auf parthenogenetischem Wege zurückgelegt. Wie weit diese parthenogenetische Stufe sich an Volumen und Differenzierung ihres Substrates zu gestalten vermag, wird alsbald an Beispielen zu erörtern sein, die zum Teil seit Jahren bekannt und bewundert, aber nur unvollkommen verstanden worden sind.

Zunächst haben wir unsere Aufmerksamkeit noch den Ontoblasten väterlicher Abkunft zuzuwenden. Die reifen Spermien sind, wie die reifen Eier, auf parthenogenetischem Wege bereits weit entwickelte, die Spermien zugleich stark umgebildete Erzeugnisse der testikulären Ontoblasten. Denn sie haben die Aufgabe, die reifen Eier aufzusuchen und sich mit ihnen zu vereinigen.

Zwei parthenogenetisch weit entwickelte, in dem einen Teil stark umgebildete Individuenanlagen verbinden sich in der Befruchtung zu einem hermaphroditischen Ganzen. Man könnte auch sagen, hier liege das Urbild einer Monogamie vor.

Beide Individuenanlagen, die sich miteinander verbinden wollen, sind unserer Theorie gemäss dennoch nichts anderes als in der Regeneration zum Ganzen begriffene Fragmente.

Es kommt noch etwas Besonderes hinzu, das unter dem Namen der Ausstossung der Richtungskörperchen oder Bildung der Polzellen bekannt ist.

Um einer Ueberfüllung vor allem mit Kernmaterial vorzubeugen, findet jene merkwürdige Reduktion der beiderlei Geschlechtszellen statt, auf einer späten Stufe, die so gewählt ist, dass sie den Aufgaben der Fortpflanzung am besten zu entsprechen vermag.

Statt zweier in Regeneration zum Ganzen begriffener Fragmente haben wir hiernach nur 2 Halbfragmente vor uns, die sich in der Befruchtung zu einem Ganzfragment verbinden, wie ich dies bereits früher geschildert habe, mit dem Erfolg, die ontogenetische Regeneration zum Abschluss zu bringen

Was bedeutet die späte Abgliederung der Polzellen? Warum sind sie nicht längst, schon vor der beginnenden Wachstumsperiode der terminalen Oogonien, abgegliedert worden? Es ist eine merkwürdige Anpassungserscheinung an die Erfordernisse der Befruchtung Die Polzellen, vielmehr die Summe ihrer Bestandteile werden von dem Ei während seiner ganzen Wachstumsperiode mitgeschleppt, bis die Zeit der Befruchtung gekommen ist. Dann erfolgt ihre Abgliederung und die mit ihr verbundene Reduktion des Eibestandes. Nun ist der Ueberfüllung vorgebeugt, die beiden Halbfragmente mütterlicher und väterlicher Herkunft können sich zu einem hermaphroditischen Ganzfragment verbinden, mit allen Wirkungen, die dieser Verbindung vorbehalten sind.

Können nicht Ei- und Samenzellen von der Ontoblastenstufe an ihren Weg unabhängig von einander fortsetzen, ohne sich zu vereinigen?

Beide sind zu einer isolierten Weiterbildung d. i. zur Regeneration zum Ganzen unter besonderen Umständen befähigt; die Eier in dem Fall künstlicher Parthenogenese, die noch eine grosse Zukunft zu haben scheint. Von der natürlichen Parthenogenese ist ohnedies allgemein bekannt, dass ein solches Ei ohne Befruchtung zur totalen Regeneration des Individuums veranlagt ist. Es gibt noch einen dritten Weg, auf welchem unbefruchtete und nicht-parthenogenetische Eier ein Individuum oder Bruchstücke eines solchen mehr oder minder weit auf rein parthenogenetischem Wege zu regenerieren vermögen, das sind

die Teratome des Ovarium, von welchen in einem besonderen Abschnitt die Rede sein wird.

Wie verhält es sich in dieser Hinsicht mit den testikulären Ontoblasten? Vermögen auch Samenzellen, ohne Konjugation mit einem Ei, für sich allein also, ganze Individuen zu regenerieren? Sie vermögen es unter besonderen Umständen und zwar sind bisher zwei Wege bekannt, auf denen es geschehen kann Der eine Weg ist der einer sogenannten Merogonie oder Ephebogenesis, wobei ein Spermium ein kernloses Eifragment befruchtet, da es für sich allein zu wenig Plasma besitzt, um zur Regeneration eines wenn auch kleinen Ganzen bestimmt werden zu können. Der andere Weg ist wieder die Bildung von Teratomen, hier aber testikulärer Teratome, von welchen ebenfalls später zu handeln sein wird.

Man erkennt, der männliche und der weibliche Ontoblast sind für sich allein in manchen Fällen zur Regeneration eines Ganzen befähigt. Das Zusammentreten der beiderlei in Regeneration begriffenen Fragmente zu einer Fragment-Kombination ist keine Notwendigkeit, um eine Regeneration zu ermöglichen; keine Notwendigkeit, aber dennoch eine der wichtigsten und folgenreichsten Erscheinungen im Dasein der Organismen.

Nach der obigen Darstellung fällt das bedeutsame Gebiet der sogenannten Wachstumszone der beiderlei Geschlechtszellen bereits der ontogenetischen Regeneration des Individuum zu. Das Gebiet der Keimzone der Geschlechtszellen ist folglich recht eigentlich das Gebiet der Proontogenese, ein Terminus, mit dem sonst auch die drei Zonen zusammen irrtümlich benannt worden sind.

2. Die Zonenbildung im Eiplasma.

Die von mehreren Autoren beschriebenen Differenzierungen, d. h. stofflichen Gliederungen im plasmatischen Apparate des Eikörpers stellen eine so wichtige und vor allem zur Durchführung unserer eigenen Aufgabe so wertvolle Erscheinung dar, dass es geboten ist, ausführlicher auf diese neuere Errungenschaft der Forschung einzugehen und eine Anzahl der wichtigsten Beispiele vor Augen zu stellen. Zwar ist nach unserer Auffassung nicht das reifende oder auch reife Ei der Träger dieser stofflichen Gliederungen, sondern das bereits in der Regeneration zum Ganzen begriffene Individualfragment. Doch

kommt dies erst später in Betracht; hier handelt es sich zunächst um die Kenntnissnahme des Tatbestandes.

1. Beobachtungen von H. Driesch am Ei von Myzostoma. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. IV, 1897: Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese.

Das eben ausgetretene Ei von Myzostoma ist eckig entstaltet, nimmt aber sehr bald abgerundet ovale Form an. Nicht nur äusserlich ist eine Polarität bemerkbar, vielmehr ist der eine Pol durch die Gegenwart einer dichten, schwärzlich grünen Masse ausgezeichnet, welche scharf sich abgrenzt gegen die schwach rötlich braune übrige Eisubstanz; das grosse Keimbläschen liegt ungefähr zentral. Während der jetzt folgenden Reifung prägen sich drei Zonen im plasmatischen Teil des Eies aus. „Woran mir bei Schilderung dieser Beobachtung gelegen ist, das ist der Hinweis auf ein Ei mit typisch primärem, schon am unreifen Ei ausgeprägten, am reifen sich deutlicher wahrnehmbar machenden Eibau, dessen einzelne Bestandteile in bestimmte Zellen des abgefurchten Keimes übergehen. So geht hier die präformierte rote Substanz in die Mikromeren, die glasartige in die Entomeren, die grünschwarze resp. milchige in die Somatoblasten deutlich über. Wegen der Farbenausprägung der verschiedenen Materien können wir hier die Vorgänge im einzelnen besser verfolgen, als das wohl bei Nerëis und Ilyanassa der Fall ist, und somit bieten denn diese aphoristischen Aufzeichnungen eine gewisse Ergänzung zu den wichtigen Resultaten Cramptons, dass nach Entnahme der „Mesoblastsubstanz“ im Ei auch kein Mesoblast auftritt“. — „Präformirte organogene Substanzen bieten im Keim offenbar den Vorteil früher Differenzierung zahlreicher Organsysteme freilich ist damit der Nachteil mangelnden Regulationsvermögens verbunden.“

Präformierte organische Substanzen nennt Driesch von seinem und überhaupt vom herrschenden Standpunkt aus jene plasmatischen Gliederungen. Nach unserem Standpunkt aber ist hier von einer Präformation organischer Substanzen keineswegs zu reden. Vielmehr ist das sogenannte Ei bereits das in der ontogenetischen Regeneration begriffene junge Individuum selbst und merkwürdigerweise noch vor der Verbindung mit dem väterlichen Element soweit gelangt. Das heisst, es hat sich in Wirklichkeit bereits ein acellulärer Somatoblast, Entoblast, Mikroblast angelegt, der nur noch der Zerlegung in wirk-

liche Zellen harrt und der Kerne, die eine solche Zerlegung vor allem mit sich bringt. Bis dahin ist der einzige vorhandene Kern Alleinherrscher (mit Untertanen natürlich); nicht ohne seine reichliche Mitwirkung hat sich die plasmatische Gliederung des jungen einzelligen Individuum vollzogen und ausgebildet.

Von Cramptons eben erwähnten Beobachtungen wird sogleich die Rede sein. Hier ist zunächst an Rabls schon vor 3 Dezennien gemachte schöne Beobachtung an der Tellerschnecke zu erinnern und damit eine Pflicht historischer Gerechtigkeit zu erfüllen; s. oben S. 15.

In seinen Experimental Studies on Gasteropod Development (Archiv für Entwicklungsmechanik, III, 1896) kommt H. E. Crampton unter anderem zu dem experimentell gewonnenen Ergebnis, dass isolirte erste Blastomeren der Schnecke Ilyanassa obsoleta unter sonst normalen Umständen als Regel eine typische Teilentwicklung vollziehen d. h. dass jedes Blastomer sich so entwickelt, als wenn der fehlende Teil des Embryo vorhanden wäre. Postgeneration, also Nachentwicklung des fehlenden Teils findet nicht statt, daher wird niemals von einem Teil des Eies ein ganzer Embryo von kleiner Grösse gebildet.

Dass auch von jenem Blastomer, oder von den Blastomeren, welche die generativen Zellen zu bilden bestimmt sind, keine Regeneration des Ganzen bewirkt wird, kann auffallen; in anderen Fällen wurde eine derartige Regeneration beobachtet. Bei künftigen Untersuchungen müsste auf diesen Gesichtspunkt besondre Aufmerksamkeit verwendet werden.

Th. Boveri fand am Ei von Strongylocentrotus jene schon von Selenka bemerkte Pigmentierung wieder und nahm daraus Veranlassung, die Beziehungen zwischen der Polarität der Ovocyte, des Eies und der Larve ins rechte Licht zu setzen. Die Pigmentierung betrachtet er als die Aeusserung eines geschichteten Eibaues, der auch den nicht pigmentierten Eiern in ganz gleicher Weise zukommen müsse. Es sind an jenem Ei mindestens drei verschiedene Zonen wahrzunehmen und in diesen ist die Qualität der späteren Primitivorgane in einfacher Weise vorbereitet. Experimentell konnte er den Nachweis liefern, dass die Lokalisation der ersten Differenzierungen im ganzen Ei streng an die vorhandene Plasmastruktur gebunden ist. Trotz jeder beliebigen Deformation der Eier bildete sich stets das Mesenchym und der Urdarm an der gleichen Stelle wie im ungestörten kugeligen Ei, nämlich an

der unpigmentierten vegetativen Kalotte. Bei Streckung der Eier in senkrecht zur Achse gehender Richtung konnten doppelte Mesenchym- und Urdarmanlagen hervorgerufen werden.

Das sind schöne Beobachtungen, die zugleich mit unserer Theorie der ontogenetischen Regeneration im schönsten Einklang stehen.

Es folgen die interessanten Untersuchungen von Edwin G. Conklin am Ei der Ascidien.

Er fand schon im Ovarialei der Ascidie Cynthia mehrere durch ihre Farbe und ihr Lichtbrechungsvermögen voneinander verschiedene Substanzen. Unmittelbar nach dem Durchschneiden der ersten Furche am Ei konnte er nicht weniger als sechs verschiedene Plasmaarten nachweisen, die schon genau dieselben Lagebeziehungen zu einander aufwiesen, wie später die Organe der Larve. Zu diesen also stehen jene als organbildende Substanzen in genetischen Beziehungen. So unterschied er ein Ekto- und ein Entoplasma als die organbildenden Substanzen der beiden primären Keimblätter, ein Myoplasma als die Anlagesubstanz, die an der Bildung der Muskulatur beteiligt ist, ein Chymo- und ein Caudalchymoplasma als die Substanzen, die zur Bildung des Mesenchyms im allgemeinen, des Caudalmesenchyms im besonderen in Beziehung stehen; endlich ein Chordo-Neuroplasma als die stoffliche Grundlage der Chorda dorsalis und des Zentralnervensystems. Die angestellten Experimente, die nach vollendeter Zweiteilung des Eies einsetzen, zeigten darauf, dass die Furchung eine streng determinierte ist und keine Furchungszelle durch eine andere ersetzt werden kann; es scheinen hier also sogenannte Mosaikeier vom reinsten Typus vorzuliegen.

Edmund B. Wilsons und seiner Schüler Versuche beziehen sich auf Eier der Nemortinen, Anneliden und Mollusken. Das Ei von Dentalium zeigt nach seinen Beobachtungen schon in jungen Stadien, lange vor der ersten Reifeteilung, drei horizontale Zonen — einen äquatorialen Pigmentring und zwei weisse Polarfelder. Da nun bei der Furchung die Pigmentzone in die Entomeren, das obere weisse Feld in die Ektomeren und das untere in den ersten und wahrscheinlich auch in den zweiten Somatoblasten gelangt, und da jede Zelle an dem Aufbau bestimmter Larvenorgane beteiligt ist, so darf man annehmen, dass schon die drei Substanzen des unreifen Eies in festen Beziehungen zu den späteren Organbildungen stehen.

Aehnlich wie bei Ilyanassa kommt es auch bei Dentalium während des Einschneidens der drei ersten Furchen zur Bildung eines sogenannten Pol- oder Dotterlappens, an dessen Zusammensetzung das untere weisse Feld des Eies, das keinen Kern enthält, beteiligt ist. Wird nun beim Beginn oder während des Verlaufs der zweiten Teilung der Dotterlappen abgeschnitten, so kommt es zur Bildung einer Larve, der die ganze Posttrochalgegend und ausserdem noch das Apikalorgan fehlt.

Teilte Wilson ein unsegmentiertes Ei durch einen horizontalen oder schiefen Schnitt in zwei Hälften und befruchtete er die beiden Hälften, so unterschieden sie sich in ihrer Entwicklung, je nachdem sie das untere weisse Feld enthielten oder nicht. Aus dem oberen Fragment bildete sich eine Larve mit denselben Defekten, die eine Larve zeigt, die aus einem Ei hervorgeht, dem der Dotterlappen abgetrennt wurde; aus dem unteren dagegen entstand eine normal gestaltete, nur kleinere Trochophora. (Journal of Exper. Zool. I, 1904: Exp. Studies on germ. Localization).

Aehnliche Beobachtungen an verschiedenen Eiern machten noch Lillié, Jennings, Yves Delage, Blochmann, Morgan, Roux, Fischel, u. A. Wir schliessen diese Uebersicht mit einem Blick auf Fischels Studie: Entwicklung und Organdifferenzierung; Archiv für Entwicklungsmechanik Bd. XV, 1903.

Nach Fischels experimentellen Untersuchungen entspricht bei den Ktenophoren jedem der drei Keimblätter eine besondere Zone des noch ungefurchten Eies; ausserdem ist noch eine besondere Rippenbildungszone an ihm zu unterscheiden.

An Eiern von Beroë ovata, einer Rippenqualle, entfernte Fischel, während die erste Furche einzuschneiden begann, einen Teil des Dotters und bemerkte an dem sich entwickelnden Tier, dass die Rippen nicht in richtiger Anzahl und oft auch nicht in richtiger Anordnung auftraten. Unter allen Umständen kam es zu Rippendefekten, wenn eine bestimmte Stelle des Dotters verletzt worden war. Von Bedeutung ist ferner die Beobachtung, dass der Kern unverletzt bleiben musste, wenn überhaupt eine Entwicklnng stattfinden sollte. Die Anlagesubstanz der Rippe, so muss man schliessen, war in dem genannten Dotterteile enthalten, der Kern aber hatte zur Aus-

bildung aller Plasmateile und so auch der Anlagesubstanz der Rippen gewiss mitgewirkt.

Zusammenfassend spricht er sich über die bisherigen Erfahrungen auf dem fraglichen Gebiete der organbildenden Substanzen in folgender Weise aus: „Teils direkte Versuchsresultate, teils berechtigte Analogieschlüsse gestatten es anzunehmen, dass bei den Eiern der Ktenophoren, Anneliden, Rotiferen, Lamellibranchiaten und Gastropoden als Ursache der im Lauf der Entwicklung eintretenden Differenzierung eine Plasmadifferenz schon des ungefurchten Eies anzusehen ist." — „Ihre Furchung ist nicht einfache Teilung des Eimaterials, sondern Zerlegung in ungleichwertige Blastomeren. Als Mosaikeier (Heider) sind sie treffend zu bezeichnen."

Fischel hält es für wahrscheinlich, dass jene genetische Beziehung zwischen einer besonderen Plasmaschichtung des ungefurchten Eies und den aus ihm entstehenden Organen im Prinzip allen Eiarten zukommt, worin er mit Boveri übereinstimmt. In Anerkennung dieses Satzes findet er aber des weiteren, dass die bisher als notwendig angenommene Sonderung der verschiedenen Eiarten in mindestens zwei voneinander wesentlich verschiedene Gruppen — Mosaik- oder Determinations- und Regulationseier — nicht streng durchführbar ist, sondern dass nur graduelle Unterschiede zwischen ihnen bestehen und dass sich alle an ihnen bisher gewonnenen Versuchsergebnisse von einem einheitlichen Standpunkt aus beurteilen lassen: „Alle bisher an den verschiedensten Eiarten erzielten Versuchsresultate lassen sich nur von einem einheitlichen Standpunkt aus erfassen, wenn man von der durch die früher erwähnten Tatsachen wohlgestützten Annahme ausgeht, dass im allgemeinen die Anlagen der Primitivorgane des Embryo schon in der ungefurchten Eizelle und zwar in deren verschiedenen, materiell und potentiell ungleichwertigen plasmatischen Zonen vorbereitet enthalten sind. Die Eizelle selbst ist demnach, im Prinzip, nicht als ein isotropes Gebilde anzusehen."

Nicht ohne Interesse sind auch die allgemeiner gehaltenen Ausführungen Fischels über das Wesen der Form. Hierauf bezieht sich folgende Aeusserung (a. a. O. S. 745): „Die Fähigkeit, ja der Zwang, eine bestimmte lebende Form zu bilden, ist also eine inhärente Eigenschaft jeder bestimmten lebenden Materie. Nur in dieser Form kann sie als lebend bestehen, und nur diese strebt sie zu erreichen. Die Erlangung dieser

Form ist das wichtigste Ziel jeder Differenzierung, und es ist, wie aus dem Vorangegangenen erhellt, ein Ziel, das das betreffende System in sich trägt.“ Ferner auf S. 747: „Speziell für die lebenden Körper ist nun gerade die Form ihrer äusseren Erscheinungsart von wesentlicher Bedeutung, und deshalb auch die Frage nach der Entstehungsursache dieser Form von höchstem Interesse.“ — „Diese feste Beziehung zwischen Form und Materie ist aber, nach dem oben Gesagten, ein Letztes, Unerforschliches, weil nicht weiter auf physikalisch-chemisches Zurückführbares. Als ein letztes biologisches (morphogenetisches) Grundgesetz ist es demnach gleichwertig neben die letzten, gleichfalls nicht weiter erforschbaren Grundgesetze der Physik und Chemie zu setzen. Wie die Physik mit den — wiewohl auch für sie nicht weiter auflösbaren — Kräften rechnet und ihre Aufgabe nur darin erblickt, die Wirkungsweise dieser Kräfte des näheren zu bestimmen, so müssen auch wir jenes für die lebenden Körper wichtigste Grundgesetz, das der Entstehungsursache ihrer Form, weil nicht weiter erforschbar, einfach als gegeben hinnehmen und uns damit bescheiden, die physikalischen und chemischen Vorgänge zu untersuchen, die bei seinem Wirken in Aktion treten. Sie können wir wohl bis ins feinste Detail zu ermitteln, und damit tieferen Einblick in das komplizierte Getriebe zu gewinnen hoffen, mit dem sich Werden und Bestehen von Leben und lebendiger Form abspielt — aber warum dies alles in so bestimmt geregelter Weise erfolgt, worin also die wirkliche Ursache dieser Naturphänomene beruht, wird uns in seiner letzten Instanz stets verschlossen bleiben und eine der uns gesteckten Grenzen des Naturerkennens bilden.“

Was die Frage der determinierten und nichtdeterminierten Eiarten betrifft, so haben gleich Fischel auch Conklin, Wilson und Roux bereits hervorgehoben, dass eine scharfe Grenze zwischen Mosaik- und Regulationseiern nicht gezogen werden kann. Auch bei den Regulationseiern scheint allgemein eine Verschiedenheit von Plasmaarten angenommen werden zu müssen.

Was aber die allgemeinen Betrachtungen von Fischel betrifft, so spricht sich Roux viel weniger resigniert z. B. in folgenden Sätzen aus:

„Irgend wie bestimmt an sich ist vorher schon alles oder fast alles, da aus dem Ei einer Tierspezies immer auch ein Tier

dieser Spezies wird. Das ist die Tatsache der „impliziten Determinierung alles Typischen im Keimplason“, welcher im Laufe der Proontogenese und der Ontogenese nach und nach die „aktive Determinierung des Expliziten (Entwickelten)“ die „explizite Determinierung“ zu folgen hat.“

Urteil.

Wenn wir nach gewonnener Einsichtnahme in den gegenwärtigen Stand der Lehre von organbildenden Substanzen und Bezirken im Ei die Frage stellen, wie unser eigenes Urteil darüber beschaffen sei, so ist folgendes zu antworten. Erblickt man in dem „Ei“, im „unbefruchteten Ei“, im „ungefurchten Ei“, wie die herrschende Anschauungsweise es fordert, den ersten Anfang des werdenden Individuums, so müssen natürlich die Befunde so weitgehender Gliederungen im Eikörper, wie sie oben beschrieben sind, nahezu also die Präformation der Keimblätter im Ei, Staunen und Befremden hervorrufen. Erkennt man aber im „Ei“, im „ungefurchten Ei“, im „unbefruchteten Ei“, wie es hier geschieht, ein in der ontogenetischen Regeneration zum Individuum schon weit vorgeschrittenes Gebilde und den Ontoblasten als dessen Anfangsstufe, so fällt alles Staunen und Befremden in sich selbst zusammen. Die Entwicklung beginnt nicht da, wo wir es vermeinen, sondern da, wo die Tatsachen es bezeugen.

Wie aber verhält es sich mit der Beurteilung jener wichtigen Experimentalergebnisse an reifenden, reifen und sich furchenden Eiern, wenn diesen ein Teil des Plasma, oder ein oder mehrere Blastomeren weggenommen worden waren? Wenn bei den Eiern mit determinierter Furchung im Fall einer künstlichen Entziehung von Plasma oder von Blastomeren im Verlauf der Entwicklung kein Ersatz, sondern ein Ausfall eintrat, enthält eine solche Folge keinen Widerspruch gegen die Theorie der ontogenetischen Regeneration? Man könnte ja glauben, es müsse nach ihr unter allen Umständen ein Ersatz geleistet werden. Auf diese leicht mögliche Frage ist schon oben. S. 15 und S. 21 die richtige Antwort gegeben worden, dahin gehend, dass die Theorie verlangt, das ganze Ei, nicht das halbe, nicht sein vierter oder sechzehnter Teil habe die Regeneration des Individuums zu leisten; ein halbes hat nach ihr nur den ihm zukommenden Teil, nicht das Ganze zu rege-

nerieren. So geschieht es gerade sehr deutlich bei den Eiern mit ausgesprochen determiniertem Typus: sie spiegeln also in ihrem Verhalten dem Experiment gegenüber am reinsten die Forderungen der Theorie wieder und sind hiernach weit entfernt davon, sich der Theorie gegenüber widersprechend zu verhalten. Wenn nun andrerseits an Eiern vom regulativen Typus die einzelnen isolierten Blastomeren nach der Zwei-, Vier-, Achtteilung u. s. w. des Eies je ein ganzes und nur verkleinertes Individuum hervorzubringen vermögen, so gehen solche Erfolge weit über die Forderungen der Theorie hinaus; Blastomeren dieser Art erfüllen Ueberleistungen, ohne jedoch ihrerseits der Theorie zu widersprechen. Sie besitzen, ähnlich dem ganzen Ei, die genügende stoffliche und strukturelle Ausrüstung zur Regeneration, der Erfolg zeigt es. Immer aber muss man bedenken, dass Blastomeren dieser Art zwei Aufgaben erfüllen: eine pflichtgemässe Hauptaufgabe (H), den ihnen gesetzlich zukommenden Teil des Ganzen zu regenerieren, nicht aber das Ganze selbst; dazu gesellt sich bei ihnen die künstlich ihnen auferlegte Nebenaufgabe (N), auch den von der Hauptaufgabe übrigbleibenden Rest zu übernehmen und also alles das zu regenerieren, was die übrigen Blastomeren hätten regenerieren müssen; wie schon oben bemerkt, eine ausserordentliche Zumutung. Die Hauptaufgabe H erfüllen sämtliche Blastomeren aller Eitypen, die Nebenaufgabe dagegen erfüllen nur Blastomeren vom regulativen Eitypus bis zu einer gewissen Ordnungszahl hinaus.

Wie verhält es sich in dieser Hinsicht mit den somatischen Zellen des fertigen Individuums? Somatische Zellen dieser Art haben bei den höheren Tieren keine Aufgaben mehr zu erfüllen, die jener zuvor genannten Aufgabe der Blastomeren entsprechen würden; das Individuum als Ganzes, Geschlechtszellenlager und Soma, ist fertig gestellt. Aber sie besitzen noch regenerierende Kräfte einfacherer Art: so besitzen die Epithelzellen im Stratum germinativum der Epidermis noch die assimilative und organologische Form der Regeneration, nicht mehr die ontogenetische Form. Immer noch muss man an ihre Befähigung denken, unter pathologischen Verhältnissen möglicherweise selbst Teratome zu erzeugen. Auch ist zu bemerken, dass der Befähigung somatischer Zellen zu ontogenetischen Leistungen von Seiten der Theorie nichts entgegensteht, wie schon in meiner ersten Ab-

handlung hervorgehoben ist. Es sind also Tiere denkbar, bei denen, nach Entfernung der Keimdrüsen, von Seiten des Soma eine Regeneration von Keimdrüsen erfolgt.

Was somatische Zellen ontogenetisch bei niederen Tieren und bei Pflanzen zu leisten vermögen, ist bekanntlich staunenswert und liegt ganz im Sinn der Theorie der ontogenetischen Regeneration. Wo somatischen Zellen die ontogenetische Befähigung abgeht, haben sie entweder von Anfang an diesen Mangel in Form von strukturellen oder stofflichen Verschiedenheiten mit auf den Weg bekommen, oder es sind späterhin solche Veränderungen aufgetreten. Und selbst in solchen Fällen ist immer noch an die Möglichkeit einer Rückdifferenzierung zu denken. Ueber die Leistungen somatischer Zellen bezüglich der Ontogenese s. oben, Kölliker, S. 11 u. f.

III. Zweite Stufe der ontogenetischen Regeneration.

Sie erstreckt sich von der Zeit der Befruchtung bis zur Erreichung der Endform des Individuums. Sie ist zugleich die bisexuelle und die multizelluläre Stufe, im Gegensatz zur vorausgegangenen parthenogenetischen oder unizellulären.

Diese beiden grossen Unterschiede rechtfertigen die Stufentrennung. Ueberall da, wo die Bisexualität nicht in Frage kommt, ist die beginnende Vielzelligkeit der trennende Unterschied.

Man kann der Meinung sein, der Formenreichtum auf dem Feld der ersten Stufe sei so klein gegenüber dem grossen der zweiten, dass dieser Umstand eine solche Trennung erschwere. Wohl ist der Unterschied beider Stufen, was Formenreichtum betrifft, ein grosser; die logischen Gründe der Trennung müssen jedoch überwiegen und den Ausschlag geben. Die Zeitdauer der ersten Stufe ist nicht kurz, in vielen Fällen länger als die der zweiten; sie kann Jahre umfassen, gegenüber Monaten der zweiten Stufe; aber auch der Zeitunterschied kann nicht den Ausschlag geben. Das ist die Sachlage im Lichte der Lehre der ontogenetischen Regeneration. Die formenreiche zweite Stufe lässt dagegen eine Anzahl von Unterabteilungen zu; sie entsprechen den üblichen Abteilungen, in welche das ontogenetische Geschehen zerlegt wird.

Diese Unterabteilungen der zweiten Stufe sind folgende:

Befruchtung, Furchung, Körperform; Bildung der Keimblätter, Bildung der Organsysteme; postfetale Stufe.

Nach diesem Programm entwerfe ich mir einstweilen in Gedanken das Zukunftsbild des ontogenetischen Lehrgebäudes.

Von dem gewaltigen Inhalt der zweiten Stufe, der die weitere Ausführung des in der ersten Stufe Begonnenen dar-

stellt, kann hier naturgemäss nur das in den Vordergrund gestellt werden, wodurch sich die Regenerationslehre von den anderen Lehren wesentlich unterscheidet.

1. Begriff der Befruchtung.

Was man im Sinn der hier vorgetragenen Lehre unter Befruchtung zu verstehen habe, ist bereits in meiner ersten Studie deutlich ausgesprochen worden. Mit unwesentlicher Modifikation der damaligen Fassung ist der Begriff folgender:

Befruchtung ist die Verbindung eines Halbfragmentes väterlicher Herkunft (des Spermium) mit einem Halbfragment mütterlicher Herkunft (dem Ovium) zu einem hermaphroditischen Ganzfragment (Spermovium, Waldeyer) mit dem Erfolg, die begonnene ontogenetische Regeneration der beiden Ontoblasten zum Individuum zum Abschluss zu bringen.

2. Begriff der Furchung.

Im Sinn der hier vorgetragenen Lehre ist Furchung die rasche Nachholung von Teilungen des Spermovium (oder auch nur des Ovium, in der Parthenogenese) in eine grosse Anzahl von Blastomeren verschiedener Ordnungen: von Teilungen, welche während der langen Dauer des ovarialen Eiwachstums versäumt worden sind in Anpassung an die Bedürfnisse der Befruchtung. Die späte Abgliederung der Polzellen vom Ei ist ebenfalls als eine Anpassung an die Befruchtung aufzufassen; ohne diese Aufgabe würden die Polzellen weit früher, nämlich schon auf der Stufe des Ontoblasten (= terminale Oogonienzelle) abgegliedert worden sein; in der Erfüllung dieser Aufgabe aber wird die Substanz der Polzellen vom Ei mitgeschleppt bis zur Reife, d. h. bis zur Zeit der Befruchtung.

3. Begriff der Vererbung.

Im Sinne der hier vorgetragenen Theorie ist Vererbung die stoffliche, bauliche und funktionelle Regeneration eines individuellen Fragmentes oder eines individuellen Fragmentpaares zu einem ganzen Individuum.

4. Karyo- und Plasmomnemonen.

Welches sind die Ursachen der ontogenetischen Regeneration? Welche Kräfte nötigen den Ontoblasten, seinen

grossartigen Lauf zu vollenden? Das Wesen der hier vorgetragenen Theorie besteht in der Annahme stattgefundener gewaltiger Verluste und des Ersatzes des Verlorenen. An die Verluste müssen wir uns also halten, wenn wir auf diesem Wege weiter kommen wollen.

Mit den Namen Karyo- und Plasmomnemonen habe ich alle jene Stoffe und Strukturen im zurückbleibenden Keim, im Ontoblasten, wie ich mich jetzt ausdrücken muss, bezeichnet, welche als Unterlage für alles weitere Geschehen zu dienen bestimmt sind: das Plasma des Ontoblasten, sein Kern, das Zentralkörperchen, alle übrigen besonderen Bildungen, die in der Zelle vorkommen, nicht bloss einzelne, sondern alle, bis zu den in jüngster Zeit von Meves genauer untersuchten herab: sie alle stellen Karyo- und Plasmomnemonen dar, d. h. körperliche Gebilde, die erlittener Verluste eingedenk sind; alle Verluste sind von ihnen gemerkt, in sie eingeschrieben, in irgend einer möglichen Weise.

Nicht am reifen Ei, nicht am reifen Samen ist am reinsten zu finden, was hier an Verlusten gebucht sein soll. Beide sind ja nach unserer früheren Auseinandersetzung — in der Regeneration und, was den Samen betrifft, in eigentümlicher Umbildung weit vorangeschrittene Gebilde. In dieser Hinsicht muss ich mich sogar gegen Retzius wenden, welcher in seinen umfassenden Studien über den Samen den reifen Samen in den Vordergrund stellt, während die Spermiden eine nur beiläufige Beachtung finden. Und doch ist der wahre Ausgangspunkt des neuen Individuum gerade diese, nicht aber das reife Spermium. Indessen gibt Retzius die Wichtigkeit der Spermiogenese vollkommen zu. Nicht also der reife Samen, nicht das reife Ei ist unser Ausgangspunkt, sondern das terminale Oo- und Spermatogonium: sie sind daher hier Ontoblasten genannt worden. Wenn irgendwo, so müssen in ihnen die Verluste nachzuweisen sein, nicht als Verluste allein — denn Verluste sind negative, mit dem Mikroskop nicht nachweisbare Grössen — sondern vielleicht auch noch in irgend einer feinen positiven Weise.

Was fehlt dem Ontoblasten? Es fehlen ihm Tausende und Millionen von Zellen generativer und somatischer Art, nicht ein wirrer Haufen von ihnen, sondern zu einem verwickelten Organismus verbunden; ein Verdauungskanal mit allen seinen Besonderheiten, ein Atmungsapparat, ein Muskel- und Skelett-

system, ein Harnapparat, ein Gefässsystem, Nervensystem, Sinnesorgane, ein Geschlechtssystem: das alles fehlt dem Ontoblasten. Ein Individuum (ein einziges Ontoblastenpaar ausgenommen) ist ihm entrissen worden, ein Individuum soll ihm wieder zuteil werden.

Also Einschreibung, Buchung der Riesenverluste in den kleinen Ontoblasten! Was könnte Besseres, Zuverlässigeres geschehen?

Der Ausdruck Einschreibung, Buchung ist freilich hier nur bildlich gemeint. Ich denke nicht daran, mit irgend einer feinen Feder seien die Verluste in den kleinen Ontoblasten unmittelbar eingeritzt oder stofflich eingeschrieben worden. Ich denke mir vielmehr die Eintragung vollzogen in der Form von Spannungen, von Verlustspannungen. Die Teile des Ontoblasten aber sind die Träger dieser Verlustspannungen.

Welcherlei Verlustspannungen sind zu ermitteln?

Folgende Verlustgruppen sind vorhanden:

Verluste an Stoff,
Verluste an baulichen Besonderheiten,
Verluste an Funktionen.

Hieraus ergeben sich drei Gruppen von Verlustspannungn: solche stofflicher Art, solche baulicher Art und solche funktioneller Art.

a. Die Verlustspannung stofflicher Art.

Es ist eine solche der Masse und der Art zu unterscheiden. Ein Ontoblast ist mit unseren besten Wagen nicht zu wiegen; nur in grossen Massen wäre es möglich. Doch ist sein kleines Gewicht unschwer zu berechnen. Ihm gegenüber hat das erwachsene menschliche Individuum ein Durchschnittsgewicht von etwa 70 Kilo.

Der Art nach ist der Körper des Erwachsenen von dem Ontoblasten weit unterschieden, obwohl Plasma und Kerne der Zellen bei beiden chemisch übereinstimmen können.

In Bezug auf den Ontoblasten haben wir hier die stoffliche Verlustspannung vor uns.

b. Die Verlustspannung baulicher Art.

Der Ontoblast hat keinen Verdauungskanal u. s. w., wie die Organsysteme oben aufgezählt worden sind. Er besteht auch nicht aus einem riesigen Zellenbau. Hierher gehört also

das grosse Gebiet der Zellteilung. Bei der ersten Zellteilung in der Furchung geht am Spermovium etwas Besonderes vor, was auf beide Teilhälften nicht ohne materiellen Eindruck bleibt. Bei der zweiten Teilung liegt etwas anderes vor, als bei der ersten, bei der dritten etwas anderes als bei der zweiten, bei der vierten etwas anderes als bei der dritten, und so stufenweise weiter, bei der 1000-sten etwas anderes als bei der 999-ten u. s. f. bis zum Ende. Hier sei erwähnt, dass die Abgliederung der Polzellen und die entsprechenden Teilungen der Samenzelle noch eine nicht unwichtige Nebenbedeutung in unserem Sinne haben, nämlich die, die vorhandene Menge der Verlustspannung auf ein neues Maximum hinaufzutreiben.

Nicht nur Zellteilung ist zu beachten, sondern auch Differenzierung in die verschiedenartigen Gewebe; soweit stoffliche Differenzierung vorliegt, gehört sie in das vorerwähnte Gebiet.

In Bezug auf den kleinen Ontoblasten haben wir hier die bauliche Verlustspannung vor uns.

c. Die Verlustspannung funktioneller Art.

Das Heer der Funktionen des Erwachsenen, wie sehr unterscheidet es sich von den Funktionen, die der kleine Ontoblast auszuüben vermag! Der Ontoblast aber ist nicht funktionslos; er ist vielmehr durch besondere Funktionen ausgezeichnet! Das sind eben gerade die ihm obliegenden regenerativen. Nervöse, muskuläre Funktionen fehlen ihm z. B.; Hunger aber fehlt ihm nicht.

In Bezug auf den Ontoblasten ergibt sich hieraus die funktionelle Verlustspannung.

Ist es nun möglich, in dem kleinen Ontoblasten das Vorhandensein dieser drei Gruppen von Verlustspannungen anzunehmen, so ergibt sich alles Uebrige gewissermassen von selbst.

Denn wo Spannungen vorhanden sind, streben sie nach Ausgleichung. Ist aber die Ausgleichung aller dieser Spannungen erfolgt, so ist die Regeneration zum Abschluss gelangt, das fehlende Individuum zurückgewonnen. Ausgleichung aller Verlustspannungen = Vollendung der Regeneration. Die Triebkraft zur Regeneration ist dem bestehenden Verlust proportional. Anfangs maximal, sinkt sie am Ende zum Minimum herab. Vom Maximum zum Minimum sind alle Abstufungen vorhanden. Das zahlenmässige in der ganzen Erscheinung verdient dabei unsere besondere Beachtung.

Wenn die Verlustformel den Ausdruck hat $v = S + (G - g)$, so ist damit auch die Grösse der Triebkraft ausgedrückt.

Die Triebkraft zur Regeneration besitzen nicht ausschliesslich die generativen Zellen der Keimdrüsen und die Sporen, sondern auch somatische Zellen, soweit sie im Tier- und im Pflanzenreich für Individuenbildung Verwendung finden. Auch in pathologischen Fällen kann die Triebkraft somatischer Zellen erwachen und zur Bildung von Teratomen Veranlassung geben. In der Regel aber ist die Triebkraft der somatischen Zellen bei den höheren Tierformen sekundär gebunden oder von Anfang an reduziert, wie das schon oben hervorgehoben worden ist.

Gleichnis.

Ein einfaches Beispiel wird das Gesagte leicht verdeutlichen. An einer gewöhnlichen gutschliessenden Spritze wird der Kolben bis in die Nähe der vorderen Schlussplatte vorgeschoben, so dass ein kleiner Raum zwischen dieser Schlussplatte und dem Kolben übrig bleibt. Die Luft in diesem kleinen Raum entspricht dem Keim, dem Ontoblasten. Die hinter dem Kolben im Spritzenzylinder liegende Luftmasse aber entspricht dem Soma + Keimdrüse, jenen einzigen Ontoblasten ausgenommen.

Ziehen wir nun den Kolben vom vorderen Ende zum hinteren Ende mit Gewalt langsam zurück, so wird die Luft hinter dem Kolben (das Soma mit der Keimdrüse) durch die Lücken zwischen Stempel und Stempelloch ausgetrieben, d. h. dem Keim das Soma und der Rest der Keimzellen entrissen.

Nun ist aber die Luft im Zylinderraum stark verdünnt, es ist eine starke Verlustspannung eingetreten. So lange wir mit Kraft den Kolben am hinteren Spritzenende halten, wird die Verlustspannung andauern. Sowie wir aber den Kolben sich selbst überlassen, wird der Druck der äusseren atmosphärischen Luft oder die Verlustspannung den Kolben zum vorderen Spritzenende treiben, Luft von hinten in den Zylinderraum eindringen d. h. ein neues Individuum zur Ausbildung gebracht werden.

In den kleinen vorderen Luftraum kann man auch Wasser bringen. Man nimmt am besten eine Spritze mit Glaszylinder, so dass Keim, Soma + Keimdrüse, Verlust des Soma mit Keimdrüse, schliesslich Regeneration des Individuum zur unmittelbaren bildlichen Anschauung gelangen.

5. Rückläufige und rechtläufige Regeneration.

Betrachtet man ein Schema der Hervorbildung der Geschlechtszellen aus dem Keimepithel, also ein Schema partieller Geschlechtszellen-Genealogie, und zwar mit einem Blick auf die terminalen Oogonien oder Ontoblasten, die Anfänge neuer Individualitäten, und bringt man sie mit der beginnenden Regeneration zu fertigen Individuen in Beziehung, so fällt auf, dass der Ontoblast auf seiner regeneratorischen Bahn nicht den Weg rückwärts zum Keimepithel einschlägt, aus dem er hervorging, sondern den entgegengesetzten, zur Reifung, Furchung u. s. w. vorwärtsführenden. Müsste man nicht das Umgekehrte erwarten? Aber wir nehmen wahr, die neue Entwicklung sei keine rückläufige, sondern rechtläufige; der ontogenetische Ablauf beginnt in der Weiterentwicklung des Ontoblasten ganz in der gleichen Weise, die ihn selbst hervorgebracht hat und endet auch wieder mit der Bildung von Ontoblasten und somatischen Zellen.

Wie ist diese Nichtumkehrung der Richtung zu erklären? Könnten nicht auf beiderlei Wegen vollständige Individuen hervorgebracht werden? Nein; der rückwärtsführende Weg würde bloss zu Anlagen der Geschlechtsdrüsen führen, nicht zur Bildung ganzer Individuen; zur Bildung eines Soma würde die Möglichkeit fehlen. Vielleicht führt auch hier die Berücksichtigung der Verlustspannungen im Ontoblasten zum Ziel. Die in ihm vorhandenen Verlustspannungen nämlich bedeuten in ihrer Ausgleichung das ganze Individuum, weder allein die Keimdrüsen, noch allein das Soma. Die vorhandene Verlustspannung zwingt daher den Ontoblasten mit Notwendigkeit auf die einzige Bahn, die zum Ziele führen kann, d. i. auf die vorwärtsführende, die vom Ontoblasten aus zu dessen Reifung, Furchung, Formbildung u. s. w. unabwendbar hindrängt.

IV. Verhältnis zur Geschlechtsbildung.

Die Verlustformel zur Entwicklung eines Mädchens ist folgende:

$$v = S + \left(O - \frac{o + t}{2}\right);$$

zur Entwicklung eines Knaben:

$$v = S + \left(O - \frac{o + t}{2}\right);$$

beide Formeln stimmen also überein. v bedeutet den Verlust, den das Ei bei seiner eigenen Entstehung erlitten hat. S ist das Soma der Mutter; O das Ovarium der Mutter; $\frac{o + t}{2}$ ist das befruchtete Ei, nämlich $o =$ Ovulum, $t =$ Spermium; der Nenner 2 bezieht sich auf die stattgefundene Chromosomenreduktion. Auch auf der Knabenseite steht naturgemäss das mütterliche Ovarium als Verlustteil, ebenso das mütterliche Soma.

Man könnte nun meinen, wenn beide Verlustformeln gleich sind und beide sich auf ein weibliches Individuum beziehen, so müsse im Fall des Verlustersatzes bei der ontogenetischen Regeneration notwendig immer nur ein weibliches Individuum zur Entwicklung gelangen, nie ein männliches; denn beide Verlustformeln führen ein Ovarium (O) mit sich. Man erkennt aber aus der Beurteilung beider Formeln dennoch nur, wie nahe sich die beiden Geschlechter einander stehen.

Um zum Ziel zu gelangen muss man nämlich bedenken, dass das Weib nur zur Hälfte Weib, zur andern Hälfte Mann ist; wie auch der Mann nur zur einen Hälfte Mann, zur andern Hälfte Weib ist; dies zeigen ja schon die beiden Abzüge $\frac{o + t}{2}$ mit Sicherheit an; das befruchtete Ei, ob es sich zu einem Mädchen

oder Knaben gestalten wird, hat weibliche und männliche, oder besser mütterliche und väterliche Elemente in seinem Besitz.

Statt einfach O in die Formeln aufzunehmen, müssen wir daher $\frac{O+T}{2}$ in sie aufnehmen, wobei T = Testis, O = Ovarium. Und statt einfach S als indifferentes Soma zu nehmen, müssen wir vielmehr $\frac{S+M}{2}$ einsetzen, wobei S das weibliche, M das männliche Soma zu bedeuten hat. Dann haben beide Formeln folgende Zusammensetzung:

$$v = \frac{S+M}{2} + \frac{O+T}{2} - \frac{o+t}{2}.$$

Wann wird bei eintretendem Verlustersatz ein männlicher, wann ein weiblicher Organismus die Folge sein? Das lässt sich aus der Formel nicht entnehmen, da das Glied $\frac{o+t}{2}$ viel zu allgemein gehalten ist. Ein kleines Uebergewicht von o über t in dem einen, von t über o in dem andern Fall wird den Ausschlag geben, ob das eine oder das andere Geschlecht in dem kommenden Individuum zur Ausprägung gelangen wird. Es kann aber auch unilateraler oder bilateraler Hermaphroditismus an Stelle der Norm auftreten; es kann andrerseits mehr oder weniger weit gehender Ausfall der Geschlechtsdrüsen eines der vielen möglichen Endergebnisse sein, wenn pathologische Faktoren bei der ontogenetischen Regeneration mitwirken, sei es nun vor, nach oder zur Zeit der Befruchtung.

Schwierigkeiten bietet die entsprechende Erklärung auf dem Gebiete wirklicher Parthenogenese, sei es nun natürliche oder künstliche, für den Fall, als sie auch männliche Individuen hervorbringt; und es ist besser, vorläufig auf eine Erklärung zu verzichten. Dann freilich ist die Sache leicht, wenn man annehmen dürfte, auch in einem Weibchen, das parthenogenetisch sich entwickelnde Eier legt, sei das Soma und die Geschlechtsdrüse gemischten, d. h. weiblichen und männlichen Charakters.

Von neuerer Literatur, die mit der Geschlechtsbildung sich beschäftigt, seien bloss folgende Schriften hier erwähnt:

Im Archiv für Zellforschung, Bd. II, Heft 4, 1909, äussert sich F. Baltzer (die Chromosomen von Strongylocentrotus lividus und Echinus mikrotuberkulatus) in folgender Weise:

„Wir können das unpaare Element und seinen Vertreter

nach der für die Insekten eingeführten Terminologie als Idiochromosomen bezeichnen, Eier mit kleinem haken- oder hufeisenförmigem Idiochromosom werden zu Weibchen; Eier ohne dasselbe zu Männchen."

Wenn man das Wagnis unternehmen will, würden sich die obigen Formeln in Bezug auf das Glied $\frac{o + t}{2}$ leicht hiernach vervollständigen lassen.

Aus C. Correns, Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen (Berlin 1907 u. Umschau 1909) sei folgende Stelle erwähnt:

„Vereinigt sich eine weiblich gestimmte Zelle väterlicher Herkunft mit einer der stets weiblich gestimmten Eizellen, so entsteht ein weiblicher Nachkomme; trifft eine männlich und eine weiblich gestimmte Geschlechtszelle zusammen, hat die männlich gestimmte einen grösseren Einfluss und es kommt ein männliches Individuum zu Stande.

Ueber die Natur der Bastardlarven zwischen dem Echinodermenei (Strongylocentrotus franciscanus) und Molluskensamen (Chlorostoma funebrale) verbreitet sich Jakob Löb (Archiv f. Entwicklungsmechanik Bd. 26; 1908). Alle Larven entwickelten sich zu völlig normalen Pluteen (viele Tausende). Die Larven sind bis zur Pluteusstufe ausnahmslos rein mütterlichen Charakters. Löb hält dafür, die Uebertragung der erblichen Eigenschaften sei eine Erscheinung rein chemischer und nicht histologischer Natur.

Schon früher hatte Löb gefunden, die sich entwickelnden Larven seien von mütterlicher Beschaffenheit, wenn Seeigeleier mit Spermien eines Seesterns befruchtet werden.

Ebenso erhielt Godlewski rein mütterliche Larven, wenn er Seeigeleier mit dem Samen eines Crinoiden befruchtete. Seine Ergebnisse gehen noch weiter: er befruchtete kernlose Eibruchstücke eines Seeigels mit Crinoidensamen (beide freilich unter Zusatz von etwas Natronlauge zum Seewasser) und erhielt Larven von mütterlichem Habitus.

(Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XX, Heft 41, 1906.)

Ich bringe in diesem Kapitel die Wiedergabe des Eiablagegesetzes des Bienenweibchens, nach der Darstellung von Martin Kukkukk (Deutsche Illustrierte Bienen-

zeitung 1909, März, Nr. 3, herausgegeben von Dr. O. Krancher. S. auch M. Kukkukks Schrift: Es gibt keine Parthenogenesis, Leipzig, 1907, drei Teile.

„Die im Weiselkäfig von Arbeitern nicht gefütterte normalbrütige Mutterbiene stellt bekanntlich nach einiger Zeit die Eiablage völlig ein und beginnt erst dann wieder Eier zu legen, wenn sie aus der Haft befreit, ein paar Tage hindurch von Arbeitern wiederum gefüttert worden ist.

1. Ein von Arbeitern nicht gefüttertes Bienenweibchen vermag, trotz Befruchtung, keine Eier zu legen. Folglich muss jedes Bienenweibchen, ob Königin oder fruchtbare Arbeiterin, von Arbeitern gefüttert werden, wenn es Eier legen soll: ohne Arbeiterfütterung keine Eier.

2. Die Arbeiter füttern aber ein Weibchen nie vor, sondern erst nach der Befruchtung durch Drohnen. Folglich ist jedes von Arbeitern gefütterte und dadurch zur Eiablage befähigte Bienenweibchen, ob Königin oder Arbeiterin, von Drohnen befruchtet.

3. Daz Eiablagegesetz des Bienenweibchens lautet daher: Vor der Befruchtung durch Drohnen keine Fütterung des Bienenweibchens durch Arbeiter, ohne diese Fütterung keine Eier.

Eier legende Jungfern gibt es darum überhaupt nicht im Bienenvolke, und somit gibt es auch keine Jungfernzeugung."

Der neueste Autor auf diesem Gebiete, Max Hartmann[1]) hat das grosse Reich der Protisten zum Gegenstand seiner Untersuchung. Er stellt es sich zur Aufgabe, die bisher bekannt gewordenen Fälle von autogamer Befruchtung bei tierischen und pflanzlichen Protisten vergleichend zu betrachten und ihren Beziehungen zu anderen Befruchtungsvorgängen nachzuforschen. Obwohl nun auch die pflanzlichen Protisten zur Untersuchung herangezogen werden, so zeigt sich doch alsbald, dass der vorliegende Umfang an Tatsachen noch immer sehr fühlbare Lücken enthält. Hartmann beklagt es ferner selbst, dass — merkwürdigerweise — die Beziehungen zwischen pflanzlicher und tierischer Protistenkunde für die Forschung noch immer nicht innig genug gestaltet sind.

In den meisten Fällen ist nach Hartmann die automiktische Befruchtung als ein rückgebildeter Vorgang aufzufassen.

---

1) Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Mit 27 Abbildungen im Text. Jena, G. Fischer, 1909.

Welche Bedeutung aber kommt der Automixis für die Auffassung vom Wesen der Befruchtung zu? Das Hauptgewicht bei dem Urteil hierüber auf die Entwicklungserregung des Eies durch den Samen zu legen, wie es vielfach geschieht, ist nach Hartmann nicht gerechtfertigt, da wir zur Zeit eine Reihe von Fällen kennen, wo Befruchtung überhaupt nicht mit Entwicklungserregung verbunden ist. Ebenso verhält es sich mit der Annahme einer Qualitätenmischung, Amphimixis im engeren Sinn, worin gegenwärtig die meisten das Wesen der Befruchtung erblicken. Ist die Befruchtung eine Vereinigung zweier Zellen und insbesondre eine Verschmelzung zweier äquivalenter Kernsubstanzen, die von zwei Zellen abstammen? Das Vorkommen von autogamer Befruchtung bei Protisten zeigt aber nach Hartmann, dass diese Auffassung zu eng begrenzt ist. Eine Verschmelzung von zwei Kernen einer einzigen Zelle stellt schon eine Befruchtung dar, sofern noch eine Reduktion damit verbunden wird.

Nicht jede Zell- und Kernverschmelzung ist nach Hartmann als ein Befruchtungsvorgang zu deuten; die Fälle von sogenannter Plastogamie, d. i. Verschmelzung von 2 bis 10 Individuen und Kernen, die besonders bei Rhizopoden weit verbreitet ist und unter schlechten Lebensbedingungen in degenerierenden Kulturen u. s. w. auftritt, stellen keine Befruchtung dar; es fehlen in ihnen die wichtigen Reduktionsteilungen, die zum Wesen der Befruchtung gehören. Bei allen Formen mit zählbaren Chromosomen findet hierbei eine Halbierung der Chromosomenzahl statt. Sind aber, wie es bei vielen Protozoen der Fall, keine Chromosomen sichtbar, so sind die charakteristischen Vierteilungen, wobei meist die Teilkerne bis auf einen abortiv sind, nach Analogie mit anderen Formen als wahre Reduktionsteilungen anzusprechen. Eine einfache Eliminierung von Kernsubstanzen hält Hartmann nicht für genügend für den Begriff der Reduktion; ebenso nicht den Zerfall des Kernes in sogenannte Chromosomen bei der Vielkernbildung. Hiernach: „Das Wesen der Befruchtung besteht in der Verschmelzung zweier (vermutlich sexuell differenzierter) Kerne mit nachfolgender Reduktion des Kopulationskerns durch Kernteilung.“

Richard Hertwig erblickt in der Befruchtung bekanntlich eine „Reorganisation der lebenden Substanz“, eine Einrichtung, um den physiologischen Tod zu verhüten. Denn er sah, dass bei fortgesetzter Kultur die Protozoen in einen

sog. Depressionszustand geraten, wobei der Kern auf Kosten des Protoplasma sich stark vergrössert. Wenn es der Zelle gelingt, einen Teil des übergrossen Kernmaterials auszuscheiden, so wird die Depression überwunden Bei fortgesetzter Kultur folgen jedoch die Depressionszustände in immer kürzeren Zwischenräumen und schliesslich sterben die Kulturen aus, wenn eine Befruchtung nicht rettend eintritt. Durch Verschmelzung zweier Kerne bezw. Zellen nach vorausgegangener Reduktion der chromatischen Substanz soll die drohende Regeneration vermieden werden.

Hartmann wendet ein, dass, um die Wiederherstellung der normalen Kernplasmarelation oder um die Vermeidung ihrer Störung zu erreichen, Verschmelzungen von Zellen und Reduktionsteilungen doch nicht erforderlich seien. Denn dazu würde doch wohl schon die einfache Elimination eines Teiles des Kernmaterials genügen.

Eine andere Auffassung der Befruchtung ist die von Moroff (1908) entwickelte. Sie gründet sich auf die Lehre von der Doppelkernigkeit jeder Zelle, wonach je ein somatischer (trophischer) und ein generativer Kernanteil vorhanden ist. Diese Lehre, von Schaudinn aufgestellt, wurde darauf hauptsächlich von Goldschmidt und von Moroff weiter ausgebaut. Nach Moroff würde nun die Aufgabe der Befruchtung darin bestehen, den durch starke Funktion abgenutzten somatischen Kernanteil neu zu bilden. Bei der sog. Reifung gehe ein grosser Teil des Kerns, der somatische, zugrunde, der zurückbleibende generative Kernanteil bilde einen neuen trophischen Kern. Die Vereinigung von zwei Kernen (Amphimixis) ist nach ihm nicht unumgänglich notwendig, wie das Verhalten bei der natürlichen und künstlichen Parthenogenese zeige; in der Parthenogenese sei das primitive Verhalten zu erblicken.

Hiegegen wendet Hartmann ein, dass Parthenogenese zweifellos als eine sekundäre Erscheinung zu beurteilen sei; sie ist „die apomiktische Entwicklung einer sonst für die Befruchtung ausgebildeten Gamete (Makrogamete, Ei)". Ein Vorgang, der sich auch bei Parthenogenesis findet, die also gar keine Befruchtung ist, könne durch sich selbst nicht als Grundlage einer Befruchtungshypothese verwertet werden. Es gebe aber ferner eine ganze Reihe von Befruchtungsvorgängen bei Protisten, wo überhaupt kein sog. trophischer Kernanteil bei der Befruchtung eliminiert werde. Demnach entbehre die Moroffsche Annahme der Begründung.

Ganz anders verhält es sich nach Hartmann mit der vor einigen Jahren von Schaudinn vorgetragenen Hypothese. Auch sie lehrt einen Kerndualismus, aber dieser ist von anderer Art. Die Trypanosomenzelle, von der er ausgeht, hat zwei Kerne, einen lokomotorischen (Blepharoplast), der die formbestimmenden Strukturen liefert und die lokomotorischen Vorgänge besorgt, und einen Hauptkern, der mehr den trophischen Funktionen dient. Sofort nach der Befruchtung, also an den Zygoten, lassen sich drei Formen unterscheiden: indifferente, weibliche und männliche. Die indifferenten Formen können sich stets wieder in drei Formreihen aufspalten, unter besonderen Umständen auch die weiblichen. Bei den Zellen weiblichen Charakters überwiegt der mehr trophische weibliche Kern, bei den männlichen der lokomotorische. Das Ueberwiegen der vegetativen Funktionen in den einen, der lokomotorischen in den anderen Zellen entspricht aber den allgemeinen Eigenschaften der weiblichen bezw. männlichen Geschlechtszellen. Die Bedeutung der Befruchtung besteht nach Schaudinn nur darin, dass durch sie die vorhandene Kerndifferenz zur Ausgleichung gelangt, indem die extrem ausgebildeten Kerne miteinander verschmelzen. „Diesen Ausgleich der Extreme, die Schaffung wieder vermehrungsfähiger, indifferenter Formen, bei denen die vegetativen und animalen Funktionen sich noch die Wage halten, bewirkt die Befruchtung“ (Schaudinn 1905).

Mit dieser Anschauung stimmen Hartmanns eigene Erfahrungen im Wesentlichen überein; er schätzt sie als die einzige, die die Befruchtung bis zu einem gewissen Grad zu erklären vermag und mit den vorliegenden Tatsachen nicht im Widerspruch steht. Sie verträgt sich seiner Annahme nach auch mit den Tatsachen der Automixis. Denn einmal kann sich die sexuelle Differenzierung schon nach wenigen Kernteilungen einfinden, ja sie kann an eine einzige Kernteilung geknüpft sein (Hämoproteus noctuae, Infusorien). Dies wäre dann auch bei extremster Automixis der Fall, wenn unmittelbar Schwesterkerne kopulieren. Doch müsste hier eine wirkliche Verschiedenheit der Kerne nachgewiesen werden können.

Zum Wesen der Befruchtung gehört nach Schaudinn u. Hartmann also sexuelle Differenz der Gameten.

Als morphologische Stützen für seine Anschauung dienten Schaudinn die Befunde bei den Trypanosomen und Prantls Beobachtungen an Ciliaten. In der Folge haben Prowaszek

u. Hartmann (1907) den Gedanken durchzuführen gesucht, dass die Doppelkernigkeit eine allgemeine Eigenschaft der Zelle, und dass das Karyosom der übrigen Protisten und das Centrosom der Metazoen als Homologa des Blepharoplasten, d. i. des lokomotorischen Kerns der Trypanosomen aufzufassen sind. Neuere cytologische Untersuchungen an Protisten haben neues Beweismaterial für diese Auffassung geliefert und damit der Schaudinschen Theorie neue Stützen geliefert. Ihrer Ausdehnung auf die Metazoen steht nach Hartmann nichts entgegen: „Bei Metazoen ist die Differenzierung am weitesten getrieben, indem beim Ei das Centrosom (lokomotorischer, männlicher Kern) ganz rückgebildet oder latent ist, und bei der Befruchtung nur das stark entwickelte Spermacentrosom in Funktion tritt (Boveri)."

Die sexuelle Differenzierung der Kerne ist daher nach Hartmann nicht erst als eine sekundäre Erscheinung zu betrachten, sondern gehört zum Wesen der Befruchtung: „Die mit der sexuellen Differenzierung Hand in Hand gehende Rückbildung des Centrosoms und die starke Ausbildung des trophischen Kerns im Ei, sowie das umgekehrte Verhalten in der Spermazelle hinge demnach doch schon mit dem eigentlichen Wesen der Befruchtung zusammen."

Hiernach würde Befruchtung einfach als eine durch Vereinigung sich vollziehende Rückgängigmachung einer Differenzierung erscheinen, die durch vorausgehende Teilung bewerkstelligt worden war.

Ist es gestattet, bei Protisten auch von dem Vorhandensein von Regenerationsvorgängen zu sprechen? Ohne Zweifel, seit vielen Jahren schon kennt man Regenerationsvorgänge an Protisten verschiedener Art. Aber selbst in Bezug auf das Thema der Befruchtung und Geschlechtsbildung darf man sich wohl nicht scheuen, den regeneratorischen Gesichtspunkt als beachtenswert aufzustellen. Auch hier sind kleine Fragmente, mögen sie nun einer einzigen oder mögen sie zwei Zellen entspringen, die zu einem kombinierten Fragment zusammentreten. Oder es liegt einfach eine Spore als Fragment vor, dessen Ergänzung ein fertiges Individuum zustande bringt. Doch es ist schon in meiner Ersten Studie die Entwicklung einer Spore zum fertigen Individuum am Beispiel eines Radiolars geschildert worden.

V. Verhältnis zur Knospenbildung.

Die Fortpflanzung durch Knospung ist bekanntlich zu betrachten als eine besondere Art der Fortpflanzung durch Teilung. Beide sind hauptsächlich dadurch von einander verschieden, dass bei der Knospung die beiden Teilprodukte nicht gleich gross sind und dass das kleine neue Wesen als eine Art hohler Auswuchs, eine Knospe des Mutterkörpers entsteht, die sich von diesem später ablöst und ein selbständiges Leben führt. So ist es beispielsweise der Fall bei dem Süsswasserpolypen Hydra. Bei guter Ernährung bildet sich an einer oder an mehreren Stellen des Polypenkörpers ein Auswuchs in Form einer kleinen, hohlen Ausstülpung der dünnen zweiblätterigen Wand des Polypenkörpers. Die junge Knospe wächst, um den freien Pol sprossen Fangarme hervor, ein Mund bricht durch, es erfolgt die Ablösung der Knospe. Noch vor der Ablösung kann das junge Tier neue Ausstülpungen erzeugt haben, so dass zierliche Polypenstöckchen zu Stande kommen.

Während man bis dahin die Knospung im Tierreich als eine weitverbreitete Form der Fortpflanzung betrachtet hatte, die mit sämtlichen Körperschichten des betreffenden Tieres arbeitete, mindestens mit zweien, einer äusseren und einer inneren Leibesschicht; oder im Falle des Vorhandenseins einer Zwischenschicht sogar mit dreien — hatte K. Chun im Jahre 1895 darauf hingewiesen, dass bei der Knospenbildung proliferierender Medusen (bei Rathkea octopunctata und Lizzia Claparedei, beide zur Medusenfamilie der Margeliden gehörig) nur die äussere Körperschicht beteiligt ist. Hierüber bemerkt Bräm: Die Angaben Chun's über die Knospenbildung der proliferirenden Medusen bedeuteten ein vollständiges Novum. Zweifel an ihrer Richtigkeit konnten nicht aufkommen. Ich selbst hatte damals Gelegenheit, das Material, das mir der Autor

für diesen Zweck bereitwillig zur Verfügung stellte, zu untersuchen. Ich hoffte im Stillen, dass es vielleicht doch noch eine andere Auffassung ermöglichen würde, aber diese Hoffnung schlug fehl."

Die Angaben Chuns sind unterdessen auch von anderer Seite bestätigt worden, so von G Trinci (Mitteilungen d. Zoolog. Station Neapel, Bd. 16; 1903).

Für Bräm handelt es sich nun darum, dem Vorkommnis die richtige Deutung zu geben. Schon in seiner Schrift über die Keimblätter (1895) hat er auf zwei Wege hingewiesen, die eine Lösung der Frage herbeiführen könnten. Einmal könne die noch unbekannte Embryonalentwicklung von Rathkea Aufschluss geben; sodann könne aus der Tatsache, dass die Ratkea-Knospen in derselben Zellregion auftreten, in der auch die Geschlechtsprodukte sich entwickeln, auf eine nahe Beziehung beider geschlossen werden. Die knospenden Zellen wären alsdann nur junge Keimzellen, die, statt sich zu Eiern und Samen zu differenzieren, als indifferente Embryonalzellen zu einer Morula zusammentreten, um so auf dem kürzesten Wege die Bildung des neuen Organismus hervorzurufen. In diesem Falle würde die Rathkea-Knospung sich weit von den sonst beobachteten Knospungsweisen entfernen, welche letzteren eine direkte Verwandtschaft der proliferierenden Gewebe mit den Keimzellen nicht erkennen lassen.

Der Begründung dieser zweiten Auffassung ist Bräms neue Studie gewidmet. Wie bei allen Cölenteraten, so baut sich auch bei den Margeliden der Körper aus zwei Zellschichten auf, einer äusseren und einer inneren; beide Schichten sind in der ganzen Ausdehnung des Körpers unmittelbar mit einander verbunden, wie es auch bei der oben genannten Hydra der Fall ist. Nur haben wir es bei den Margeliden nicht mit festsitzenden, sondern frei im Meere beweglichen Tieren zu tun. Bei Hydra ist die Knospe eine Ausstülpung der zweiblätterigen Leibeswand, bei den Margeliden dagegen eine anfangs solide Wucherung der äusseren Körperschicht allein.

Den Vorgang der Knospenbildung bei Rathkea schildert Bräm folgendermassen. An gewissen Stellen des Ektoderm beginnt das Zellengewebe zu wuchern und eine leichte Verdickung zu bilden. Innerhalb der Verdickung grenzt sich eine Gruppe von Zellen ab, in deren Mitte ein kleiner Hohlraum auftritt. In der Gegend der so entstandenen jungen Knospe

erfährt die innere Körperschicht eine kleine Einsenkung, ihre Abgrenzung gegen die Knospe bleibt aber jederzeit deutlich linear. Die Knospe selbst enthält bereits jetzt ein äusseres und ein inneres Zellenlager; der kleine Hohlraum ist der Anfang der verdauenden Kavität. Die Entstehungsweise der Knospe kann man auch so ausdrücken:

Das aus dem äusseren Epithel gebildete Zellenlager trennt sich durch Delamination in eine äussere und innere Schicht, wobei die Knospe sich allmählich erhebt und einem kleinen Hohlraum den Ursprung gibt. Die innere Schicht ist hiernach ein Abkömmling der gewucherten äusseren.

Nach mehrfachen Wandlungen bricht am freien Ende der Knospe der Mund durch, endlich löst sich die Knospe wie bei Hydra ab und wird selbständig.

In dem Umstand, dass bei den Margeliden die äussere Körperschicht im Gebiete der Knospe auch die innere erzeugt und mit ihr nicht etwa nur ein Organ, sondern einen vollständigen Organismus hervorzubringen vermag, erblickt Bräm das Rätselhafte des Vorgangs. Die nahe liegende innere Leibesschicht wird von der Knospe nicht verwendet, eine neue innere Schicht aus der äusseren abgespalten: „Diese absolute Embryonalität der proliferierenden Zellen ist das eigentlich Charakteristische bei der Knospung der Margeliden. Die Knospe ist hier nicht mehr das Produkt eines Wachstumsprozesses, bei dem die Keimschichten des Muttertieres gleichmässig beteiligt sind; sie ist das Produkt einer ganz bestimmten Zellsorte, welche von allen Differenzierungen frei geblieben ist und die organbildenden Kräfte beider Keimblätter, d. h. des Gesamtorganismus, in sich vereinigt."

Umschau haltend findet Bräm nur eine Zellsorte, bei der die genannten Bedingungen zutreffen, das sind die Keimzellen. „Damit hätten wir denn einen Standpunkt gewonnen, von dem aus die Knospung der Margeliden begreiflich erscheinen würde. Wenn wir nämlich nachweisen könnten, dass es sich bei den knospenden Zellen in Wirklichkeit um Keimzellen handelt, so würde die Funktion dieser Zellen eben dadurch erklärt sein, denn in den Keimzellen sind ja in geradezu idealer Weise die Bedingungen erfüllt, an welche wir allgemein die Wiedererzeugung des Gesamtorganismus geknüpft sehen."

Nun zeigt Bräm, dass es in der Tat nicht schwer ist, einen solchen Beweis zu liefern, denn die Geschlechtsprodukte der

Margeliden nehmen nicht nur ebenfalls in der äusseren Körperschicht ihren Ursprung, sondern ihre Zellen gleichen auch denen der Knospenanlage ganz und gar. Ja sie entwickeln sich an Punkten, wo man nach dem Stellungsverhältnis der Knospen auch diese würde erwarten müssen, so dass es fast unmöglich erscheint zu entscheiden, ob man es mit einer Knospe oder mit einer Geschlechtsanlage zu tun hat. „Und sie treten endlich zu einer Zeit auf, wo die Knospung bereits ihrem Erlöschen nahe ist; die geschlechtliche Tätigkeit folgt also erst auf die ungeschlechtliche. Dies letztere lehrt uns von neuem, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung wesentlich zur Vermehrung der Geschlechtstiere dient."

Die Knospung der Margeliden hat hiernach einen Schritt weiter zurück in das Embryonalleben getan, gegenüber der didermalen und tridermalen Knospung anderer Tiere: „Ein Schritt, wichtig besonders deshalb, weil er zwei sonst streng verschiedene Fortpflanzungsarten, die geschlechtliche und die ungeschlechtliche, in allernächste Verbindung bringt."

Man kann diesem Gedankengang seine Zustimmung nicht versagen, obwohl noch eine andere Möglichkeit der Erklärung übrig bleibt, nämlich die, es habe eine Rückdifferenzierung somatischer Eklodermzellen im Knospengebiete stattgefunden.

Fragt man noch, welche Stellung diese monodermale Knospenbildung gegenüber der Theorie der ontogenetischen Regeneration einnehme, so ist die Antwort folgende. Jeder solchen Knospe gegenüber ist der übrige Körper der Meduse der Verlustbetrag. Diesen zu ersetzen hat die ontogenetische Regeneration der Knospe zur Aufgabe.

VI. Verhältnis zur Heterogonie und zum Generationswechsel.

Jene zierlichen und durchsichtigen kleinen Krebse, die in grossen Mengen im Schlamm unserer Teiche leben und unter dem Namen Daphnien bekannt sind, werden während des Sommers nur in weiblichen Exemplaren gefunden. Sie produzieren fortwährend Eier, die in grösserer Zahl in einen unter dem Rücken des Weibchens liegenden Brutraum gelangen und sich hier ohne Befruchtung zu jungen Daphnien entwickeln. Auch diese pflanzen sich alsbald parthenogenetisch fort. Gegen den Herbst hin werden nun merkwürdigerweise nicht mehr nur Weibchen von den parthenogenetischen Eiern hervorgebracht, sondern auch Männchen von kleinerer Statur. Jetzt produzieren die Weibchen je nur ein einziges grosses Ei, das befruchtet wird und unter dem Namen Winterei bekannt ist. Es ist nicht allein grösser, sondern auch mit besonderen Schutzeinrichtungen versehen, um die Gefahren des Winters überdauern zu können. Aus diesen grossen befruchteten Wintereiern gehen im kommenden Frühjahr wiederum nur Weibchen hervor, die mit der parthenogenetischen Fortpflanzung beginnen und damit fortfahren, bis im Herbst wieder Männchen auftreten und von ihnen zu befruchtende Wintereier abgelegt werden. So findet also hier ein regelmässiger Wechsel zwischen parthenogenetischer und digenetischer Fortpflanzung statt, eine Erscheinung, welche für ganze Tiergruppen typisch ist.

Welche Verlustformel ist für diese abwechselnde Vermehrungsweise anzuschreiben?

Für das Winterei gilt die Verlustformel $v = S + \left(G - \frac{g + g'}{2}\right)$, wobei v den Verlust, S das Soma, G die Geschlechtsdrüse, hier das Ovarium, $\frac{g + g'}{2}$ aber das befruchtete Winterei selbst

zu bedeuten hat, indem g den weiblichen, g' den männlichen Anteil, der Nenner 2 aber das Reduktionsphänomen zur Geltung bringt.

Jener Verlust wird im kommenden Frühling durch die ontogenetische Regeneration zum Ersatz gelangen, d. h. ein vollständiges Individuum auftreten. Welchen Geschlechtes wird es sein? Es bekämpfen sich g und g'; die Erfahrung lehrt, dass während des Sommers g, das weibliche Element, zur Vorherrschaft gelangen wird. Im parthenogenetisch sich entwickelnden Sommerei vereinfacht sich die Formel zu

$v = S + (G - g)$, d. i. die Formel des Weibchens;

im Spätsommer kommen beide Formeln zur Geltung, nämlich die eben genannte und

$v = S + (G' - g')$, d. i. die Formel des Männchens.

Was den Generationswechsel betrifft, so wollen wir uns zuerst mit einem Beispiel aus dem Pflanzenreich beschäftigen.

Eine keimende Farnspore bringt ein kleines Geschlechtswesen hervor, den sogenannten Vorkeim, der einem lappigen Lebermoos oder auch Algen gleicht. Dieses Geschlechtswesen, Gametophyt genannt, entwickelt weibliche und männliche Befruchtungsorgane, Eier und Samen. Der durch die Befruchtung zustande gekommene Embryo aber wächst zu einem geschlechtslosen Wesen heran, der Sporenpflanze, die unter dem Namen Farnkraut allgemein bekannt ist. Sie bildet an den Blättern Sporen und heisst daher Sporophyt. Diese zwei Generationen, geschlechtliche und ungeschlechtliche, von verschiedener Gestalt der Träger, wechseln regelmässig miteinander ab.

Die Spore erzeugt also ein Soma und beiderlei Geschlechtsorgane, aus dem befruchteten Ei aber geht ein Soma und Sporenorgane hervor!

Die Verlustformel des Sporophyten ist hiernach

$$v = S + (Z - z),$$

wobei v den Verlust, S das Soma, Z die Sporenorgane, z eine einzelne Spore bedeutet.

Die Verlustformel des Gametophyten dagegen ist

$$v = S + \left(O + T - \frac{o + t}{2}\right),$$

wobei v den Verlust, S das Soma, O und T die beiderlei Geschlechtsorgane, o und t ein einzelnes Ei und eine einzelne Samenzelle, der Nenner 2 aber die Reduktion vorstellt.

Bei der beginnenden ontogenetischen Regeneration hat der Sporophyt zuerst den Gametophyten und darauf sich selbst wiederherzustellen. Mit anderen Worten: zuerst ist von der Spore die Formel des Gametophyten, darauf erst die Formel des Sporophyten zu erfüllen. Die Formel

$$v = S + \left(O + T - \frac{o+t}{2}\right)$$

beginnt also den Reigen des Geschehens, die andere,

$$v = S + (Z - z)$$

schliesst ihn.

Aus dem Tierreich sei als Beispiel der Generationswechsel einer Scheibenqualle vorgestellt.

Bei den Scheibenquallen knospt die Meduse nicht als seitlicher Fortsatz aus dem Polypen hervor, sondern der Polyp teilt sich in der Form einer sogenannten Strobila der Quere nach zunächst unvollständig, später vollständig in einzelne Stücke. Aus jedem Stück geht eine Qualle, das Geschlechtstier hervor. Wäre also die Teilung des Polypenkörpers nicht vorhanden, so würde einfach bisexuale Zeugung vorliegen.

Das befruchtete Ei bringt hiernach einen Polypen hervor, der sich ungeschlechtlich in Segmente teilt, die sich zu den Geschlechtstieren entwickeln.

Die Verlustformel der einzelnen Meduse ist hiernach

$$v = S + \left(O + T - \frac{o+t}{2}\right);$$

sie entspricht also ganz der oben aufgeschriebenen Verlustformel des Gametophyten aus dem Pfl nzenreich.

Aus dem befruchteten Medusenei geht aber nicht gleich wieder eine Meduse hervor, sondern den vielen Medusen der Ursprung gebende Polyp. Die vollständige Formel ist hiernach, wobei P den ganzen Polypen bedeutet,

$$v = \frac{P}{S + T - \frac{o+t}{2}}.$$

Durch die ontogenetische Regeneration des befruchteten Meduseneies wird hiernach der gesamte Verlust in Form des Polypen und aller der Anlage nach in ihm enthaltenen Medusen zum Ersatz gelangen.

VII. Verhältnis zur Rückverwandlung.

Rückbildungserscheinungen im Tier- und im Pflanzenreich und bei den Protisten sind ein so häufiges Vorkommnis, dass sie schon durch ihre weite Verbreitung in den Reichen des Lebendigen ein hohes Interesse darbieten. Dieses wird aber noch wesentlich erhöht durch den inneren Gehalt, welcher der Gesamtheit der bekannten Rückbildungserscheinungen zukommt: durch ihr Vorkommen in allen Lebensaltern, in allen Organen der Individuen, durch ihr Auftreten in normalen und in pathologischen Formen, durch die Möglichkeit ihrer experimentellen Untersuchung.

Schon in früherer Zeit beschäftigte man sich mit Erfolg auf diesem Gebiete. Neuerdings ist das Interesse daran mit Recht beträchtlich gewachsen. Ueber die Reichhaltigkeit der bezüglichen Literatur orientieren die regelmässigen Berichte über Involutionserscheinungen, die von Barfurth in den „Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte“, herausgegeben von Merkel und Bonnet, in sachkundiger Weise geliefert werden.

Einen guten Ueberblick über die bisherigen Errungenschaften in diesem Teil der Wissenschaft gibt die Schrift von Eugen Schulz „Ueber umkehrbare Entwicklungsprozesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung (Leipzig, W. Engelmann, 1908).

Es gibt Wege vom Ei zum erwachsenen Individuum, aber es gibt auch Wege vom erwachsenen Individuum zurück zum Ei, nicht nur in der Theorie, sondern auch für den experimentellen Nachweis. Ernährung ist eine mächtige Kraftquelle; ohne sie vermag das Ei den Weg zum erwachsenen Individuum nicht zurückzulegen. Aber auch der Hunger ist eine gewaltige Kraft: er vermag weitvorgeschrittene Individuen mehr oder weniger

nahe zum Eizustand zurückzudifferenzieren, oder von dort wenigstens auf jüngere Stufen zurückzuzwingen. Auch ohne Hunger sind grosse Rückdifferenzierungen möglich, wenn nicht im Ganzen, so doch in gewissen Zellenarten.

Auf dieser Bahn ist es möglich, selbst den Vererbungsfragen näher zu treten und dahin zielende Theorien zu entwickeln, eine Tragweite, an deren Grösse man anfänglich kaum zu denken wagte. Noch mehr; nicht allein den Einzelligen kann man potentielle Unsterblichkeit zuschreiben; auch die Vielzelligen haben insofern zu einer solchen eine Art von Anwartschaft, als die Rückdifferenzierung in der Regel eine Verjüngung darstellt.

Das Problem der Umkehrbarkeit der Lebensvorgänge in Analogie mit den Vorgängen in der unbelebten Natur zuerst klar aufgestellt zu haben, ist das Verdienst von Jakob Löb. Bald darauf beobachtete Hermann Driesch die Involution des Kiemenkorbes bei Clavellina und sprach dabei gleichfalls von der Möglichkeit einer Umkehrbarkeit der Lebensvorgänge. Schulz konnte diese Beobachtung bestätigen, indem er sah, wie der Kiemenkorb dieser Ascidie nach Abtrennung vom Abdomen seine Kiemenöffnungen schloss, die Ingestions- und Egestionsöffnung verlor und so zur Stufe der Stolo-Knospe zurückkehrte.

Klarer noch waren die Ergebnisse bei Planaria, die Sckulz und unabhängig von ihm Stoppenbrink, durch Hunger dahin brachte, ihre Kopulationsorgane rückzubilden, wobei die Rückbildung dieselben Stadien in umgekehrter Reihenfolge durchlief, welche von den Organen bei der Vorwärtsentwicklung durchlaufen worden waren. Ebenso demonstrativ waren die Ergebnisse an Hydra: die Tentakeln bildeten sich zurück, die Mundöffnung schloss sich, es erfolgte die Rückkehr zum Stadium der Planula. Ob nicht bei weiterer Untersuchung unter Einhaltung einer die Resorption begünstigenden Methodik noch frühere Stufen, etwa gar bis zum Ei erhältlich wären? Es wäre der Mühe wert, hierauf gerichtete Versuche anzustellen, auch Blastulae höher stehender Organismen daraufhin zu prüfen. Sah doch Maas bei Kalkschwämmen, infolge von Entziehung aller Kalksalze, den plasmatischen Teil des Körpers sich vom Skelett absondern und in kompakte Stränge zerfallen, welche runde oder ovale Körper abschnürten, die Gemmulae glichen!

Um Rückbildung zu erzielen, empfiehlt Schulz nicht allein die direkte Hungermethode, sondern mit Nachdruck auch die Methode der Regeneration. Denn das Regenerat nährt sich von den Geweben des überlebenden Tieres, so lange dessen Ernährung unterbrochen ist, und versetzt es bald in den Hungerzustand. Auch die Methode der Transplantation wird von Schulz als geeignet zur Erzielung von Rückbildungserscheinungen am Transplantate selbst hervorgehoben.

Rückdifferenzierung von Zellen geht in den meisten Fällen dem Einsetzen der Regeneration voraus, abgesehen von jenen, in welchen besondre junge Zellen, Reservezellen u.s.w. die regenerative Leistung übernehmen.

Ob man es bei der Bildung der Geschlechtszellen mit einer Verjüngung und Umdifferenzierung somatischer Zellen zu tun habe, oder nicht, erachtet Schulz vorläufig für eine offene Frage. Frühe Sonderung der Geschlechtszellen von den somatischen Zellen kann nach ihm auch eine sekundär erworbene Erscheinung sein. Mit diesem Blick auf die Geschlechtszellen lenkt Schulz seine Gedanken bereits auf das Vererbungsproblem, wie wir sehen werden. Ist doch mit der Umdifferenzierung immer auch Verjüngung verbunden. Er erinnert u. a. an jene merkwürdige Angabe von Child für die Cestode Moniezia: schon differenzierte und funktionierende Muskelzellen lösen ihre Fibrillen auf, verjüngen sich und gestalten sich zu Spermatogonien um!

Ist die Verjüngungsfähigkeit der Zellen potentiell unbegrenzt? Kann dieselbe Zelle unzählige Mal zu ihrem Embryonalstadium zurückkehren und sich von neuem differenzieren, oder nur einmal? An Metazoen ist die Frage schwer zu lösen, wohl aber an Protozoen. „Wenn dasselbe Protozoon unzählige Mal Dauerzysten bilden und sich neu differenzieren kann, ohne eine Kopulation eingehen zu müssen, so wäre unsere Ansicht bewiesen.“ Schulz erinnert an die bezüglichen Versuche verschiedener Autoren, u. a. an die Beobachtungen von Enriques, welcher 683 Generationen von Glaucoma scintillans erhielt, ohne das Dazwischentreten einer Konjugation und ohne Erscheinungen des Alterns. Das Altern hält E. daher auch für ein anomales Phänomen und schreibt es dem Einfluss schädlicher Bakterien zu. „Da nun aber die Fähigkeit der Verjüngung nicht nur den Protozoen eigentümlich ist, sondern wir sie auch bei den Metazoen sehen, so ist es auf den ersten Blick nicht

verständlich, warum sie nicht auch potentiell unsterblich sein könnten, wenn sie nur von verjüngenden Reizen getroffen würden."

Schulz erinnert bei dieser Gelegenheit daran, dass ganze Tiere dann wohl lebenskräftiger sind und ein höheres Alter erreichen, wenn sie periodische Regeneration erleiden, d. h. periodischen Winter- oder Trockenschlaf haben. Eine potentielle Unsterblichkeit der Metazoen scheint ihm im Bereich der Möglichkeit zu liegen; sie wurde aber vermieden um viel Leben zu schaffen (Göthe). „Statt der Verjüngung einzelner Organe verjüngt die Natur den ganzen Organismus aus einer Zelle."

In welcher feineren Weise vollzieht sich die Rückbildung bei den Metazoen? Die von Schulz beobachtete Verkleinerung der Planarien und Hydren während des Hungerns, wobei die Tiere nur $^1/_{10}$ ihrer anfänglichen Körpergrösse massen, ging in der Weise vor sich, dass einige Zellen direkt zerstört wurden, andere degenerierten, die dritten embryonal wurden und die vierten sich nicht veränderten. Die Verkleinerung des Körpers geschah auf Kosten der Zahl der Zellen, nicht aber auf Kosten ihrer Grösse. Soweit die Beobachtungen reichen, wurden zwar Teilungsvorgänge der Zellen zurückgehalten und rückgängig gemacht, Rückvereinigungen von Tochterzellen miteinander dagegen sind bisher nicht sicher beobachtet worden.

Protozoen verhalten sich hungernd nicht wie einzelne Metazoenzellen, sondern wie ganze Metazoenkörper, d. h. sie verkleinern sich bei Hunger bis zu $^1/_3$ der anfänglichen Grösse, sehr beträchtlich also dem Volum und Gewicht nach (Verworn u. a.).

Eine besondere Stellung nehmen bei der Reduktion ganzer Tiere die Geschlechtszellen ein. Sie blieben bei voller Reduktion der Hydra nicht allein erhalten, sondern entwickelten sich sogar mächtig und bildeten reife Samenzellen, zu einer Zeit, als die Individuen in der freien Natur sich noch durch Knospung fortpflanzten. Hunger und Reduktion wirkten hier also entgegengesetzt wie auf die somatischen Zellen: jene Faktoren ermöglichten nicht nur eine Reifung, sondern schienen sie sogar anzuregen. Schulz gedenkt hierbei der einschlagenden anderweitigen Erfahrungen an Tieren und an Pflanzen. Es seien hier nur die klassischen Experimente von Klebs erwähnt, die bewiesen, dass Hunger die Vermehrungsphase bei Pilzen

und Phanerogamen hervorruft. So wuchs eine Saprolegnie bei ihm 6 Jahre ununterbrochen, doch konnte er jeden Moment durch schlechte Ernährung das Auftreten von Geschlechtszellen hervorrufen. Wir wollen uns bei dieser Gelegenheit auch an C. Fr. Wolff erinnern, der, wie oben (S. 27) gezeigt, Mangel an Nahrung für die Bildung der Geschlechtsorgane zum Prinzip erhoben hat.

Ein Organismus kann sich desorganisieren und reorganisieren. Dieser Gedanke gehört dem Gebiet der Vererbungslehre an. Ihn aufnehmend und den Vorgang der Entwicklung, Reduktion und Reorganisation als Cyklus auffassend, erklärt Schulz es für geboten, sich von 2 Irrungen loszusagen, wenn man verstehen wolle, wie dieser Zyklus neue Eigenschaften in sich aufnehme; man müsse sich lossagen von der Idee des Polyzoismus, wonach ein Metazoon als eine organisierte Kolonie von Protozoen erscheint; und von der Ansicht der Unvererbbarkeit während des individuellen Lebens erworbener Eigenschaften. Dagegen sei festzuhalten:

Arbeitsteilung und Differenzierung sind auch ohne Teilung eines Keimes in Zellen möglich. Die Individualität des Eies ist identisch mit der des reifen Tieres. Metazoen werden besser als Einheiten betrachtet, nicht aber als Kolonien von Protozoen. Tatsächlich sind die Zellen eines Metazoon nicht selten protoplasmatisch untereinander verbunden.

Die Entstehung der Metazoen denkt sich hiernach Schulz nicht als eine Aneinanderfügung von zellulären Einheiten, sondern gleich Delage u. a. als Teilung eines Ganzen in zelluläre Stücke. Er gedenkt dabei des neuentdeckten Mesozoon, des Haplozoon von W. Dogiel.

Die Einheit des Organismus erkennend, versucht Schulz schliesslich zu zeigen, in wiefern die Gesetze rückläufiger Entwicklung Licht auf die Frage der Vererbung oder Wiederholung morphologischer Vorgänge zu werfen imstande seien. Er ist überzeugt, dass in der Tat das Faktum der Umkehrbarkeit der Entwicklungsvorgänge zum Eckstein jeder morphogenetischen Theorie werden muss, zumal es das Geheimnis, welches die Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften umgibt, sehr zu verringern vermag. Nur das Verhältnis der Genitalzelle zur somatischen bleibe noch rätselhaft; doch scheint es ihm kein prinzipielles mehr zu sein. Sein Gedankengang ist nämlich folgender:

„Nehmen wir an, dass ein Infusorium irgend eine Eigenschaft oder Anpassung erworben hat; bei der Teilung des betreffenden Infusoriums bleibt diese Eigenschaft einfach unverändert erhalten, weswegen Weismann auch die Vererbung erworbener Eigenschaften bei Protozoen anerkennt. Interessanter wäre es zu erfahren, was mit dieser Eigenschaft bei der Enzystierung des Infusoriums wird. Sie wird bei der allgemeinen Involution augenscheinlich impliziert und erscheint bei der neuen Entwicklung desselben Infusoriums, nach Verlassen der Zyste, neu. Sie wird in den Entwicklungszyklus des Individuums aufgenommen. Diese Involution und Evolution in der Zyste eben müsste man mit der Entwicklung der Metazoen vergleichen, obgleich sie bei den Protozoen nicht mit einer Vermehrung verbunden zu sein braucht."

Hätten wir also bei den Metazoen dasselbe, d h eine periodische Involution der betreffenden Form, ähnlich wie sie bei Planaria und Hydra oben geschildert worden ist, so würde nach Sch. nicht allein die Neubildung des Individuums, sondern auch das Wiederauftreten einer erworbenen Eigenschaft nicht unverständlich sein. Zwar kann man einwenden, die Annahme, das vorhin gesetzte Infusorium, das nach Erwerbung einer besonderen Eigenschaft sich enzystiert, werde nach der Verjüngung die neue Eigenschaft wieder aufweisen, sei ohne experimentellen Nachweis nicht gerechtfertigt. Aber es genügt einstweilen die Möglichkeit zuzugeben. Schwerer wiegt dagegen der Einwand, dass Reduktionen, wie sie durch Aushungern bei Planaria und Hydra artifiziell erzeugt wurden, für das normale Geschehen bei den Metazoen doch nicht als Vorbild betrachtet werden können. Und was Geschlechtszellen betrifft, so hat Schulz selbst auf ihre schwierige Stellung hingewiesen, indem sie beim Hungern des Individuums sich den somatischen Zellen gerade entgegengesetzt verhalten, d. h. eine vorwärts gerichtete Bahn einschlagen können.

Wenn ein Protozoon eine neue Eigenschaft erworben hat, sich enzystiert und in der Zyste in mehrere Teile zerfällt: wird die neue Eigenschaft bei den heranwachsenden Sporen wieder auftreten? Vielleicht.

Wenn das genannte Haplozoon, ein infusorienähnliches einzelliges Wesen, lebt, sich anpasst und einen Teil seines Körpers abschnürt — wird dieser Teil, auch wenn man ihn als eine Geschlechtszelle ansehen wollte, bei seiner weiteren

Entwicklung die neue Eigenschaft besitzen? Vielleicht. Hier hat aber eine vorausgehende Reduktion des Tieres nicht stattgefunden. Und findet bei der Bildung der Geschlechtszellen der Metazoen eine Reduktion statt? Schulz hat auf dem Gebiete der Involutionserscheinungen neue, weitreichende Gedankenverbindungen hervorgebracht. Ob es sich aber in Wirklichkeit so verhält, dass zwischen dem Ende und dem Anfang eines Individuum ein Involutionsvorgang liegt, ist fraglich.

VIII. Verhältnis zu den Teratomen.

In den Teratomen oder Embryomen, wie man sie neuerdings gern nennt, liefert uns die Pathologie wichtiges Material, welches zum weiteren Ausbau der Lehre von der ontogenetischen Regeneration zweckmässige Verwendung finden kann.

Unter Teratomen versteht man im Innern von jungen oder erwachsenen Individuen vorkommende Geschwülste, welche einen Embryo der gleichen Art, oder Bruchstücke eines solchen auf verschieden hoher Stufe der Ausbildung enhalten. Bezüglich des Ortes ihrer Entstehung unterscheidet man ovariale, testikulare und somatische Teratome.

Die für unsere Aufgabe wertvollste Gruppe bilden die testikularen Teratome; dann folgen die somatischen, endlich die ovarialen. Es ist sehr zu bedauern, dass man ihr Vorkommen nur bei dem Menschen und den höheren Wirbeltieren beobachtet hat; zweifellos müssen sie auch den Wirbellosen zur Entstehung gelangen können. Bei der Seltenheit ihres Auftretens werden sie jedoch bei den Tieren, ausgenommen die Haussäugetiere, leicht übersehen.

Ueber die testikularen Teratome verbreitet sich eine kürzlich erschienene Studie von J. Ohkubo: Zur Kenntnis der Embryome des Hodens (Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XXVI, 1908).

Aus einer Zusammenstellung und Beurteilung von 107 Fällen von Hoden-Embryomen zeigt Ohkubo, dass in ihnen die mannigfaltigsten Gewebsarten und Organanlagen unter Beteiligung der drei primären Keimblätter vertreten sind. Als Erzeugnisse des Ektoderms fanden sich das Centralnervensystem nebst peripheren Nerven, die Anhangsgebilde der Epidermis, Zahnanlagen, augenblasenartige Gebilde, Milchdrüsengewebe. Vom Entoderm gingen folgende Gebilde aus: Verdauungsapparat, Atmungsapparat, Schilddrüse, Schleimdrüsen, Leber, Nieren, Harnblase. Das Mesoderm lieferte Bindegewebe, Schleim-

gewebe, elastisches Gewebe, hyalinen und fibrösen Knorpel, Knochen teilweise ganz von der typischen Gestalt normaler Skeletteile, glatte und quergestreifte Muskulatur, Herzmuskelzellen, Lymphfollikel, Milz, Nebenniere, Blutgefässe. Als besonders interessant hebt O. hervor, dass öfters auch chorion-epithelartige Bildungen in den Hodenteratomen gefunden worden sind.

Die von O. selbst untersuchten Hodenteratome beziehen sich auf nicht weniger als 13 neue Fälle.

Das Alter der mit Hodenteratom behafteten Personen machte sich bei einer statistischen Betrachtung der 107 Fälle in der Weise geltend, dass die sogenannten soliden Embryome hauptsächlich auf höheres Lebensalter (18—34 J.) entfallen, während die cystischen Formen vorwiegend dem Kindesalter angehören. Bezüglich der Körperseite des Vorkommens zeigte sich die rechte bevorzugt; beiderseitiges Auftreten am gleichen Individuum ist bisher nicht beobachtet worden.

Die cystischen Embryome zeichneten sich im allgemeinen durch langsames, die soliden durch rasches Wachstum aus. Die cystischen waren auch durchweg gutartig, die soliden dagegen zeigten sehr häufig sarkomatöse und karzinomatöse Entartung. Beide Arten von Embryomen, cystische und solide, fanden sich nicht bloss im Ovarium und im Hoden, sondern auch im Soma vor.

Somatische Embryome sind bisher an folgenden Orten gefunden worden: im Kopf und Hals, in der Brusthöhle, in der Bauchhöhle, im Retroperitonäum, in der Harnblase, am Steiss, an der Wade. Also auch die Extremitäten sind nicht ausgeschlossen von der Produktion von Embryomen. Ein scharfer Gegensatz zwischen den Embryomen der Keimdrüsen und des Soma ist nicht vorhanden.

Als Ursache des Auftretens von Embryomen sind von den Befallenen häufig Traumen angegeben worden.

Was die Genese der Embryome betrifft, so sind in der vorhandenen reichhaltigen Literatur sehr verschiedene Gesichtspunkte hervorgetreten. O. teilt sie in 5 Gruppen und unterzieht die einzelnen einer Beurteilung. Er unterscheidet

1. Die Theorie der Heteroplasie, beziehungsweise der Metaplasie. Umwandlung eines bereits differenzierten Gewebes in ein anderes. So liess R. Virchow alle epithelialen Elemente des Hodentumors aus dem Epithel der Samenkanälchen, Knorpel und Knochen mit Muskeln

dagegen aus dem Bindegewebe des Hodens entstehen. Flimmerepithel leiteten manche Forscher von fetalen Resten des Wolffschen Körpers ab.

2. Theorie der Inclusio fetalis. Das Embryom ist als ein durch einen anderen Embryo umschlossener rudimentärer Embryo zu betrachten.
3. Die Blastomeren-, beziehungsweise Polzellentheorie. Das Embryom geht aus Furchungszellen hervor, die aus dem normalen Verband herausgebracht worden sind; oder auch aus einer befruchteten Polzelle, einem Richtungskörperchen, das zwischen die Blastomeren geraten ist und von ihnen eingeschlossen wurde.
4. Die Keimzellentheorie. Nach Fischels Ansicht können die Embryome des Hodens und des Eierstocks von deren Keimzellen, vielleicht von Zellen des Epithelium germinativum der Keimdrüsen selbst sich ableiten lassen, indem solche Zellen durch irgend welche abnorme Reize oder infolge von abnormen Verlagerungen in eine abnorme Differenzierung geraten. So leitete Ribbert Embryome aus einem Keim, einer Zelle her, die in der Hauptsache einer Eizelle gleichartig angenommen wurde. Er spricht die Meinung aus, dass die Embryome am besten aus Keimzellen abgeleitet werden, die in früher Embryonalzeit abgesprengt wurden und sich dann selbständig entwickeln, wenn natürlich auch unter den abnormen Bedingungen in rüdimentärer Weise.
5. Theorie der Parthenogenesis, beziehungsweise des partiellen einseitigen Hermaphroditismus. Im J. 1870 äusserte Waldeyer seine Ansicht über die Entwicklung der Dermoide im Eierstock dahin, dass die Epithelzellen des Ovarium, ihrer Bedeutung als unentwickelte Eizellen gemäss, bei ihrer Vermehrung durch Teilung oder Sprossung andere und zwar in der Richtung einer unvollständigen embryonalen Entwicklung weitergehende Produkte liefern, als sie selbst sind. Man habe durchaus nicht nötig, für eine solche Weiterentwicklung weiblicher Keimzellen erst die Interkurrenz männlicher Zeugungsstoffe anzunehmen; die zahlreichen Fälle parthenogenetischer Entwicklung, die sich von Tag zu Tag mehren, überheben uns seiner Ansicht gemäss in dieser Beziehung einer zu grossen Aengstlichkeit.

Die von Wilms geäusserte Anschauung über die Entstehung der Hodenembryome ist eine Keimzellentheorie. Denn er nimmt an, dass sie aus einer Geschlechtszelle hervorgehen, sei diese nun eine im embryonalen Zustand zurückgebliebene, oder eine irgendwie pathologisch beeinflusste Samenzelle.

Lang und Kochel dagegen dachten daran, dass vielleicht der „Eierstocksteil“ des Hodens im Stande sein könne, Hoden-Embryomen den Ursprung zu geben.

Endlich hat der Engländer Shattock zur Erklärung der Ovarialembryome die Theorie der Epiembryogenese aufgestellt. Hiernach werden die Embryome des Ovarium erzeugt durch die Befruchtung eines der Primordialeier im Ovarium des Embryo durch zurückgebliebene Spermatozoen; dadurch komme die Bildung eines zweiten, unvollkommenen Individuums zustande, dessen Ursprung von späterem Datum ist als der des ursprünglichen Embryo. Was aber die Embryome des Hodens betrifft, so würden sie sich erklären lassen durch die Annahme einer hermaphroditischen Beschaffenheit des Hodens.

Ohkubo hingegen hält es im Hinblick auf die Gleichartigkeit der ovarialen, testikularen und somatischen Teratome für wahrscheinlich, dass auch ihre Genese eine einheitliche sein werde.

Die von ihm beobachteten 13 neuen Fälle von testikulärem Embryom schliessen sich ihrem Wesen nach ganz an die früher bekannt gewordenen Fälle an. Alle drei Keimblätter sind an ihrem Zustandekommen beteiligt, wobei die besonderen Gestaltungen alle Uebergänge von einfacheren bis zu den kompliziertesten Verhältnissen aufweisen. Eine Konkurrenz der Keimblätter zeigte sich insofern ausgeprägt, als bald das eine, bald das andere überwiegend an der Produktion tätig war.

Das Vorkommen eines Nervensystems konnte in 7 Fällen nachgewiesen werden. Auch Mamma-Gewebe wurde beobachtet, ebenso chorionepitheliomartige Gebilde.

Die in den Teratomen enthaltenen Gewebsformationen erinnerten in ihrer Beschaffenheit entschieden an den Aufbau eines normalen Fetus oder an normale Organanlagen. Der 11. und der 12. Fall zeigten deutlich den Bau eines ganzen rudimentären Fetus!

Die verschiedenen beobachteten Gewebe zeigten natürlich mehr oder deutlich den fetalen Habitus; nirgends ist ein ganz ausgewachsenes Gewebe gefunden worden.

Der 13. Fall gehört einer metastatischen Genese an; in diesem Fall, ein Teratom einer inguinalen Lymphdrüse nach O. darstellend, waren ebenfalls alle 3 Keimblätter vertreten. Der Fall nahm seinen Ausgang von einem Hodenteratom, welches durch Kastration entfernt worden war.

Die Genese der Teratome fasst O., wie gesagt, als eine einheitliche auf und schliesst sich dabei der von Marchand und Bonnet entwickelten Theorie an, wonach Blastomeren bezw. Polzellen ihre Entstehung bewirken. Seiner Meinung nach lassen sich nur so alle Teratome, auch die ausserhalb der Keimdrüsen entstandenen, erklären. Warum aber, fragt O., gelangen die abgespaltenen Blastomeren oder die befruchteten Polzellen in überwiegender Häufigkeit gerade in die Keimdrüsen, die doch bei weitem das grösste Kontingent an Teratomen liefern, und seltener in das Soma, das an Ausdehnung die Keimdrüsen doch vielfach üertrifft? O. erinnert in dieser Hinsicht an den Umstand, dass in früher Zeit die Urogenitalanlagen immerhin einen verhältnismässig grossen Raum einnehmen und für das Hineingeraten solcher Blastomeren in sie besonders günstige Bedindungen darbieten sollen.

O. gedenkt bei dieser Gelegenheit auch an den Erklärungsversuch von M. Askanazy, der von der Lehre von der Kontinuität des Keimplasma ausgeht, mit folgenden Worten: „Wenn nun die Keimzellen wirklich auf einer mehr direkten Keimbahn von ursprünglichem Keimplasma abstammen, so fragt es sich, ob nicht gerade Blastomeren dieser Deszendenzlinie besonders zu der Erzeugung der in Rede stehenden pathologischen Bildungen disponiert sind, und ob sich nicht dadurch die so häufige — aber wohl gemerkt nicht ausschliessliche — Lagerung der Dermoide und Teratome in den Keimdrüsen bewirkt.“

O. wirft ferner die Frage auf, wie das Vorkommen von chorionepitheliomartigen Wucherungen in den Teratomen zu erklären sei? Stammen sie von fetalen Eihüllen oder deren Rudimenten? Aus dem fetalen Ektoderm? Von Blutgefässendothelien? Er glaubt Ektodermkeime dafür in Anspruch nehmen zu müssen. Mit dieser Annahme wäre aber das Prinzip der Einheitlichkeit des Ursprungs der Teratome nicht aufrecht zu erhalten.

Sieht man sich nach dieser Uebersicht über die Teratomfrage nach einer zureichenden Erklärung um, so bedarf es keineswegs so grosser Bemühungen, als es nach dem gegenwärtigen Stand der Angelegenheit scheinen möchte.

Urteil.

Fassen wir zuerst die *testikulären* Teratome ins Auge, so ist als deren Ursprungsquelle ohne Zweifel eine *Samenzelle* zu betrachten, eine nicht auf der Stufe des Spermiums befindliche, sondern eine jugendliche, noch nicht umgebildete Stamm-, Samenmutter- oder Samentochterzelle, die kleinen Eiern ja ähnlich sehen Diese jugendliche Samenzelle liefert auf parthenogenetischem, hier besser ephebogenetischem Wege, durch einen ungewöhnlichen Reiz veranlasst, einen Embryo mit allem Zubehör, also auch mit Eihäuten, wenn die Bedingungen es gestatten; der Embryo kann auch zugrunde gehen und die Eihäute allein wuchern und chorionepitheliale Geschwülste liefern. Den mangelhaften Bedingungen entsprechend wird der Embryo nur selten vollständig sein, häufiger wird es zu unvollständigen Gebilden kommen, für deren Mannigfaltigkeit eine fast unbegrenzte Möglichkeit vorliegt. Gewisse Teile können untergehen, andere umso weiter wuchern, umso spätere Stufen erreichen.

Ganz ebenso verhält es sich mit den *ovarialen* Teratomen, nur nehmen diese ihren Ausgang selbstverständlich von einer ovarialen *Eizelle* irgend welcher jungen Stufe, die von einem besonderen Reiz getroffen, auf dem Wege parthenogenetischer Ontogenese (man denke an die wichtigen Untersuchungen über *künstliche* Parthenogenese!) einen Embryo hervorzubringen vermag. Dieser wird entsprechend den ungewöhnlichen Bedingungen mehr oder weniger pathologische Wege einschlagen, gleich seinem testikulären Gegenstück. Er wird chorionepitheliale Geschwülste zu liefern vermögen. Für das Zustandekommen eines solchen ovarialen Teratoms die Notwendigkeit und Möglichkeit einer *Befruchtung* der Eizelle anzunehmen, hat nach den Erfahrungen der neueren Wissenschaft gar keinen Sinn.

Die Abgrenzung eines ovarialen Teratoms gegen Fälle von Graviditas extrauterina ovarialis hat unter Umständen *praktische* Schwierigkeiten; theoretische Schwierigkeiten liegen jedoch nicht vor.

Und wie verhält es sich mit den *somatischen* Teratomen? Werden wir hier zu verirrten Blastomeren unsere Zuflucht nehmen? Nein; die somatischen Teratome leiten sich sämtlich ab von *somatischen* Zellen, die auf jugendlichem

Zustande geblieben und von einem ungewöhnlichen Reiz getroffen worden sind: so kommt es zur Ausbildung somatogener Teratome, mit der gleichen Mannigfaltigkeit ihrer Entwicklung, wie sie uns in den Teratomen der Keimdrüsen entgegentritt. Ebenso unbegrenzt wie diese Entwicklungsmöglichkeit ist auch der Ort ihrer Entstehung. Das ganze Soma ist ihr mögliches Territorium. Man beachte die von Kölliker gegebene Zusammenstellung jugendlicher Zellen (s. oben S. 12); damit ist aber die Reihe der Oertlichkeiten nicht einmal erschöpft; denn man muss auch mit dem Umstande rechnen, dass schon differenzierte Somazellen durch irgend welchen geeigneten Reiz zu einer Umdifferenzierung gelangen und wieder Jugendformen annehmen können.

Man wird künftig mehr darauf achten müssen, schon bei Fetussen und jungen Kindern Teratome der drei genannten Gruppen vorzufinden, nicht erst von der Zeit der Pubertät an. Man wird nicht fehl gehen, wenn man die sogenannten Inklusionen des Soma als somatische Teratome bezeichnet.

Bieten die Teratome jeder der genannten Arten für die Theorie der ontogenetischen Regeneration Schwierigkeiten dar?

Weder bei den ovarialen noch bei den testikularen und somatischen Teratomen liegt hier ein Hindernis vor. Von den erwähnten jugendlichen ovarialen, testikularen und somatischen Zellen aus entwickeln sie sich auf dem Wege ontogenetischer Regeneration zu ihren elterlichen Vorbildern hin, aber auf mehr oder weniger pathologischen Wegen; sie werden daher ihre elterlichen Vorbilder nicht erreichen, sondern Verbildungen der verschiedensten Art den Ursprung geben.

IX. Verhältnis zur Kristallregeneration.

Kristalle wachsen bekanntlich ausschliesslich durch Anlagerung gleichartigen Materials. Selbst das Zustandekommen der ersten Kristallkeimchen kann man sich nicht anders vorstellen als durch Anlagerung von Molekulen aneinander, in bestimmten gegenseitigen Entfernungen, Richtungen und Einstellungen. Bei den Organismen fehlt bekanntlich das appositionelle Wachstum nicht, es spielt sogar eine grosse Rolle im Tier- und im Pflanzenreich und bei den Protisten; aber das die Organismen besonders auszeichnende Wachstum ist doch das durch Aufnahme ins Innere und dann durch Umwandlung sich vollziehende Wachstum, die Intussusception.

Obwohl dem so ist, hatte ich mich doch schon vor mehreren Jahren an die Kristalle gewendet, um mich über die Eigentümlichkeiten ihres appositionellen Wachstums zu orientieren, nicht ohne die Hoffnung, meine Einsicht in das Reich des organischen Geschehens dadurch vertiefen zu können.

Zwei sachliche Fragen waren es besonders, über die mir die bisherigen Untersuchungen über Kristallregeneration keinen Aufschluss gaben; denn sie sagten mir nur, dass ein Kristall, von dem man eine Ecke entfernt habe, diesen Teil in der Mutterlauge zurückzugewinnen im Stande sei, unter gleichzeitiger Vergrösserung des Torso.

Vor allem wollte ich erfahren, wie eine Kugel sich regeneriere, die möglichst sorgfältig aus einem Kristallstück geschnitten und gerieben worden war. Ich dachte dabei, halb zweifelnd, an tierische Eier. Was also wird aus dem Steinei werden, wenn es in die Mutterlauge oder in eine isomorphe Flüssigkeit gelangt?

Die zweite Frage war: Wie wird nicht der Torso in der Mutterlauge sich entwickeln, an dem eine Ecke oder Kante

abgeschnitten worden war, sondern diese kleine Ecke oder Kante selbst? Wird die Ecke und Kante rückwärts den ganzen Kristall regenerieren, von dem sie entnommen worden ist, oder wird sie vielleicht fortwährend rückwärts wachsen, indem die Seitenflächen immer länger und breiter werden? oder was wird sonst geschehen? Ich dachte dabei an jene Versuche an niederen Tieren, an welchen ebenfalls nicht nur der Torso, sondern auch das entfernte Stück, der Supplementkörper, mit oder ohne Erfolg auf ihre Regenerationsfähigkeit geprüft worden waren.

Zu diesen ersten Fragen und während der auf ihre Lösung abzielenden Untersuchung gesellten sich bald viele andere. Wir wollen uns hier auf jene beiden beschränken, da sie für unsere Aufgabe genügen. Aber auch auf sie kann hier nur ein kurzer Blick geworfen werden, der uns zeigt, um was es sich handelt. Wer sich eingehender mit diesem Gegenstande beschäftigen will, den erlaube ich mir auf meine bezüglichen Arbeiten über Regeneration der Kristalle hinzuweisen.

Wie verhält sich also eine künstlich hergestellte Alaunkugel von 1 bis 2 cm. Durchmesser bei ihrer Regeneration, und wie ein Ecken- oder ein Kantenstückchen?

Wenn man eine Alaunkugel sich in der Mutterlauge regenerieren lässt und sie von Zeit zu Zeit dieser entnimmt, um sie zu betrachten, so ist man überrascht, früher oder später, je nach den Bedingungen, mit denen man arbeitet, an ihrer matten Oberfläche in regelmässiger Verteilung kleine glänzende Flächen von verschiedener Form, Grösse und Zahl wahrzunehmen. Vor allem ziehen acht Flächen die Aufmerksamkeit auf sich, vier auf der einen, vier auf der anderen Hemisphäre. Gibt man einer dieser Flächen centrale Lage, wie in Fig. 3, dann erscheinen in der Nähe des Aequators, in Winkelabständen von 120° zur centralen Fläche gleicher Art, noch drei solche Flächen. Den gleichen Anblick gewährt die dem Beschauer abgewendete untere Hemisphäre.

Was sind dies für 8 glänzende kleine Flächen? Es sind die zierlich geformten Mittelteile der acht Oktaëderflächen des fertigen Kristalls. Sie stellen die dominierenden Flächen des Kristall-Embryo dar, wie ihn zu nennen sein späteres Schicksal nahe legt. Sie werden allmählich stark in die Fläche wachsen, nur sehr wenig in die Dicke. Sie sind schon bei ihrer ersten Anlage als kleine punktartige Stellen sämtlich in

jene Flächenwinkel zu einander gestellt, die den fertigen Kristall auszeichnen. Wachsen sie nun weiter in die Fläche, so ist die Gewinnung der Kanten und Ecken eine ganz von selbst sich machende Erscheinung. Auch ohne seine Ecken und Kanten, so erkennt man sofort, ist die Natur des Kristalls gegeben, allein durch seine Flächen und deren Winkelstellung zu einander; das gilt nicht nur für den vorliegenden, sondern für alle Kristalle. Ist aber der Kristall durch seine Flächen bestimmt, so hängt auch sein Achsensystem von den Flächen, nicht von den Ecken ab. Niemals würde ich es wagen —

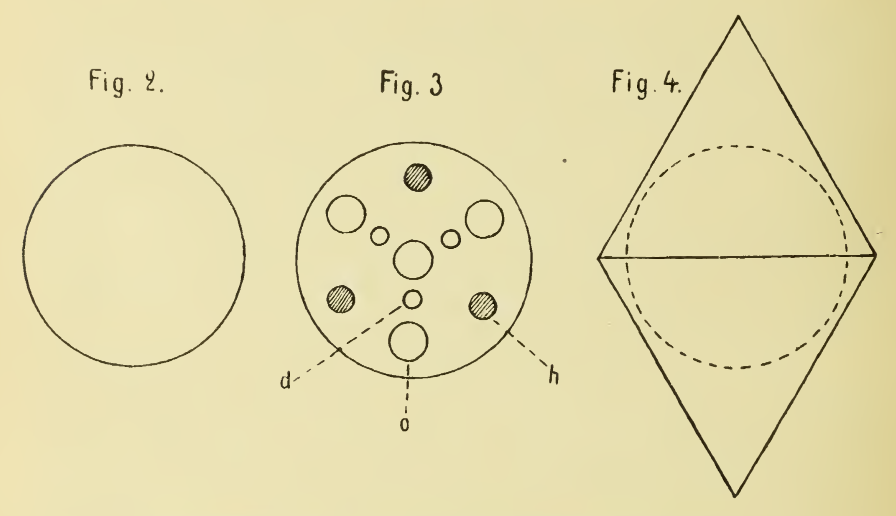


Fig. 2. Aus einem grossen Alaunkristall künstlich gebildete Kugel.

Fig. 3. Die Kugel der vorigen Figur im Beginn ihrer Regeneration in der Mutterlauge, mit kleinen glänzenden Flächen in rauher Umgebung. In der Mitte der Figur eine primitive Oktaëderfläche; o = peripherische Oktaëderfläche; d = primitive Dodekaëderfläche; h = primitive Hexaëderfläche. Schema.

Fig. 4. Fertiges Oktaëder ohne perspektivische Verkürzung der oberen und unteren Pyramide gezeichnet. Im Innern der Umriss der ursprünglichen Alaunkugel.

nachdem ich gesehen habe, dass nicht die Ecken und Kanten, sondern die Flächen zuerst auftreten und alles andre von ihnen abhängt —, das Achsensystem eines Kristalls von den Ecken ausgehen zu lassen, sondern allein nur von den Mittelpunkten der Flächen. Das Alaunoktaëder hat hiernach nicht 3, sondern 4 in bestimmten Winkeln gegeneinander geneigte Achsen.

Wenden wir uns wieder zu unserem Embryo zurück, so nehmen wir an ihm nicht bloss 8 primitive Oktaëderflächen wahr, sondern je in der Mitte der Verbindungslinien dieser 8 Flächen auf das deutlichste kleinere glänzende Flächen, zusammen also 12 an der Zahl; es sind die primitiven Dodekaëderflächen (s. Fig. 3). Sie werden sich eine Zeitlang vergrössern, schliesslich aber von den sich ausdehnenden Oktaëderflächen überwältigt und also zum Verschwinden gebracht werden. Doch kommen Fälle vor, in welchen sie sich, eine und die andere, länger erhalten.

Eine dritte Gruppe von kleinen Glanzflächen zieht an unserem Embryo noch die Aufmerksamkeit auf sich. Sie liegen als schöne runde Flächen in der Mitte der 6 Räume zwischen den primitiven Oktaëder- und Dodekaëderflächen und nehmen auch bezüglich ihrer Grösse eine Mittelstellung zwischen jenen Flächen ein. Diese 6 Flächen sind zu deuten als 6 primitive Hexaëderflächen. Sie wachsen eine Zeitlang, können sich sogar lange Zeit hindurch erhalten und sind jedenfalls Elemente des Kristalls, die am spätesten von den sich ausdehnenden und zum Zusammenschluss drängenden Oktaëderflächen überwunden werden.

Nicht genug; hat man schön gearbeitete Kugeln verwendet, so erkennt man noch Folgendes an der in der Regeneration begriffenen Kugel. Jede Oktaëderfläche ist umgeben von einem Kranze von sechs kleineren Glanzflächen, die aber zwei Systemen angehören, wie ihre Formen bezeugen: es sind die Elemente von zwei Vierundzwanzigflächnern, die sich hier ausprägen und in Winkeln von 60^0 gegeneinander gelagert sind. Sie werden sehr bald von den sich ausdehnenden Oktaëderflächen überwachsen und zum Verschwinden gebracht. Sie sind in Fig. 3 nicht aufgezeichnet, um diese einfacher zu belassen.

Ferner ist jede primitive Dodekaëderfläche flankiert von zwei minimalen Glanzflächen, die nur kurze Zeit andauern und ebenfalls in Fig. 3 nicht dargestellt wurden. Es sind die Elemente eines dritten Vierundzwanzigflächners.

Im Ganzen ist hiernach die Anzahl primitiver Glanzflächen d. h. Anlagen von Vielflächnern, die alle dem gleichen Kristallsystem angehören, eine sehr bedeutende, auffallende: im ganzen 98. Zwischen ihnen liegt die übrige Kugeloberfläche, rauh von Ansehen, von kleinen Wucherungen bedeckt, die alle dem gleichen Kristallsystem angehören. Je mehr die Oktaeder-

flächen u.s.w. sich ausdehnen, um so mehr vermindert sich der von Wucherungen eingenommene Kugelteil, um so mehr tritt die Kugelform zurück und die oktaëdrische Gestalt des Embryo hervor, bis endlich das fertige Oktaëder an die Stelle der Kugel getreten d. h. die Endform erreicht ist (Fig. 4).

Die allmähliche Verdrängung der übrigen 90 Flächen durch die 8 primitiven Oktaëderflächen erinnert äusserlich jeden Embryologen an die Verdrängung und Ueberwältigung, bei gleichzeitiger Ausnutzung, von primitiven Anlagen durch andere, die einer höheren Ordnung angehören. Innerlich aber haben beiderlei Erscheinungen kaum etwas miteinander zu tun.

Wie verhält es sich mit der Regeneration einer kleinen von dem Alaunoktaëder abgetrennten Ecke?

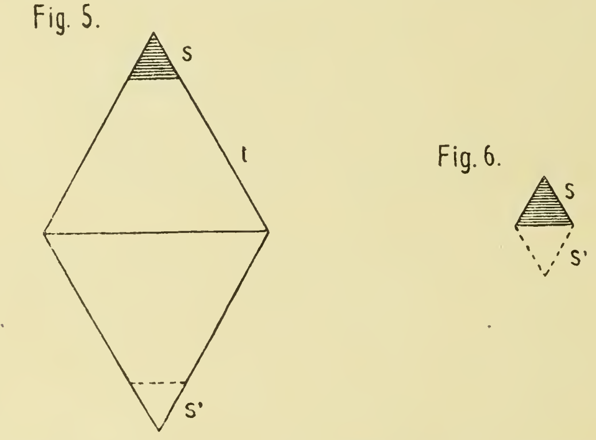


Fig. 5. Oktaëder, von welchem die obere Ecke (s) abgeschnitten wird. Sie führt den Namen Supplementkörper; der grosse untere Rest des Kristalls heisst Torso (t). Am Torso ist unten ein Supplementkörper (s') angedeutet, der dem oberen gleicht.

Fig. 6. Das obere Supplement der Fig. 5 ist schraffiert und mit ausgezogenen Linien für sich allein dargestellt, im Wachsen begriffen; mit gestrichelten Linien ist das nachfolgende Regenerat schematisiert.

Wie es sich mit der Regeneration des Torso verhält, von dem die Ecke abgetrennt wurde, ist längst bekannt; sie wird unter der Mitwirkung der Mutterlauge allmählich vollständig ersetzt, oder auch es bleibt hartnäckig lange Zeit eine Hexaëderfläche bestehen.

Merkwürdigerweise wurde die abgetrennte Ecke auf die Art ihrer Regeneration nie geprüft. In Figur 5 sehen wir ein

Oktaëder in seitlicher Darstellung aufrecht stehend, so dass eine Oktaëderfläche ihre Spitze nach oben, die andere nach unten wendet. Von der oberen Pyramide ist eine Ecke abgetrennt, der Supplementkörper s. Der grosse Rest des Kristalls liegt unten als Torso.

Wie also wird die Ecke s in der Mutterlauge regenerieren? Wird sie vielleicht einfach rückwärts (= abwärts) wachsen, unter gleichzeitiger langsamer Vergrösserung der ganzen Ecke? Wird sie sich also den Torso t wieder zurückgewinnen, zugleich mit der unteren Pyramide, so dass daraus der ganze grosse Kristall wiederhergestellt erscheint? Nein, so geschieht es nie. Sondern sofort entwickelt sich von der basal gelegenen Schnittfläche der Ecke aus die Anlage einer Gegenecke, deren Spitze abwärts sieht. Die regenerative Herstellung der spiegelbildlichen Gegenecke nimmt je nach den Bedingungen eine Reihe von Stunden oder Tagen in Anspruch. Längere Zeit fehlt also eine untere Spitze, statt deren eine langsam sich verkleinernde Hexaëderfläche vorliegt, bis schliesslich eine wirkliche Spitze hergestellt ist. In Figur 6 ist mit punktierten Linien die neugebildete Ecke wiedergegeben. Nimmt man es genau, so kann man sagen, die neugebildete Ecke sei nicht Regenerat zu nennen; denn sie war vorher garnicht vorhanden.

Man kann sich aber immer noch die Sache so vorstellen, dass man annimmt, die Neubildung der Gegenecke stelle eigentlich die entgegengesetzte oder untere Ecke des ganzen Kristalls vor (s' in Figur 5); bei der vorsichgehenden Regeneration der oberen Ecke aber sei der zwischen beiden Ecken liegende mächtige mittlere Kristallteil einfach ausgefallen.

Sind Ecke und Gegenecke fertig ausgebildet, so gleichen sie sich vollkommen; die obere Ecke wächst während der Apposition der unteren Ecke langsam mit; das Wachstum der neuen Ecke ist hiernach ein schnelleres, als das der alten.

Wie sind nun die beiden vereinigten Ecken aufzufassen? Sie sind nichts anderes, als ein kleines, aber vollständiges Oktaëder. Die Ecke hat folglich regenerativ oder neubildnerisch ein ganzes Oktaëder kleinen Formates hervorgebracht.

Vergleichungen der sich regenerierenden Kristallecke und Kristallkugel mit gewissen Vorgängen in der organischen Welt drängen sich von selbst auf.

Kann man nicht die sich zum kleinen Vollkristall regenerierende Kristallecke vergleichen mit der Regeneration des abgetrennten Stückes einer Hydra zum ganzen, aber kleineren Tier? Aber auch mit der Ergänzung eines vorderen oder hinteren Wurmstückes zum ganzen, aber kleineren Tier? Aber auch schliesslich mit einem Ei und einer sich zum kleineren Ganzen regenerierenden Furchungskugel?

Liegt es nicht noch näher, eine sich zum Oktaëder regenerierende Alaunkugel mit einem Ei zu vergleichen? Obwohl beide in ihrer Struktur soweit voneinander entfernt sind und im Stoff wirklich nur eine äusserliche Aehnlichkeit vorhanden ist und Nichts von einer inneren? Das Alaunei regeneriert alle Flächen, Kanten und Ecken des Vollkristalls und legt während der Regenerationsdauer noch eine Menge von Flächen an, die wieder verschwinden unter der Ausdehnung der Hauptflächen. Alle Verluste kommen zum Ersatz.

Wie verhält es sich mit dem tierischen, mit dem pflanzlichen Ei? Haben sie nicht auch Verluste erlitten, die bei ihrer Entwicklung zur Ausgleichung gelangen?

Das war die Frage, die ich mir im Anblick der regenerierten Alaunkugel vorlegen musste. Die Frage konnte aber nicht anders als bejahend beantwortet werden, da es ja deutlich vor Augen lag, das Ei bringe während der Ontogenese die gleichen Gebilde wieder hervor, die es zuvor verloren hatte und von denen es nur als ein kleiner Rest zurückgeblieben war.

So hatte ich also die Regeneration der Kristalle zu studieren unternommen, um die Wachstumsverhältnisse in der anorganischen Natur kennen zu lernen und die gewonnenen Erfahrungen auch für die genauere Kenntnis der organischen Welt zu verwerten; und ich sah dabei das Wesen der Ontogenese sich aufhellen; auch d i e s e müsse als eine Regeneration aufgefasst werden, nicht nur die Erneuerung eines im Stoffwechsel sich verbrauchenden Zellinhaltes, nicht nur die Erneuerung zerstörter Organe und abgetrennter Körperstücke zu einem Ganzen. Im Extrem ausgedrückt: es musste die Regeneration einer Einzelzelle durch das übrigbleibende Ganze, aber auch die Regeneration eines grossen Ganzen durch eine Einzelzelle als eine gesetzmässige Erscheinung angenommen werden. Das sind die beiden Pole, innerhalb deren die regenerativen Kräfte sich bewegen. Ja, auf der einen Seite geht die regenerative

Kraft noch darüber hinaus, indem, wie gesagt, die Einzelzelle während ihres Lebens beständig Verluste zu decken hat.

Mögen daher Organismen und Kristalle stofflich und strukturell und damit auch der Funktion nach noch so weit voneinander verschieden sein, — und ich erkenne ihre grosse Verschiedenheit an — in Bezug auf Regeneration, obwohl sie dort eine wesentlich auf Intussuszeption, hier auf Apposition beruhende genannt werden muss, zeigen beide Reiche eine gewisse Verwandtschaft. Bei den Kristallen ist ausserdem nur eine artifizielle Regeneration möglich, bei den Organismen hingegen kommt der physiologischen Regeneration die Hauptbedeutung zu, während die zufällige und artifizielle Form zwar wichtig genug ist und eine gewaltige experimentelle Rolle zu spielen vermag, in Bezug auf das Naturganze aber gegen die physiologische Form notwendig zurücksteht.

X. Zusammenfassung.

Der wesentliche Inhalt der vorliegenden Studie ist folgender:

Als die erste Zelle des beginnenden neuen Individuums ist im Sinn der Lehre von der ontogenetischen Regeneration nicht das reife, nicht das befruchtete Ei zu betrachten, sondern eine der terminalen Zellen der sogenannten Reifezone der Geschlechtszellen: also eine terminale Oogonien- und Spermatogonienzelle, mit anderen Worten die Frühstufe einer Oocyte I. Ordnung und eine Spermide. Diese Primitivzelle des Individuums, ob frühe Oocyte oder Spermide, wird ihrer Bedeutung wegen mit dem Namen Ontoblast belegt.

Ein Ontoblast ist auch die primitive Spore, bei der Entwicklung von Individuen aus Sporen. Bei der Parthenogenese nimmt der Ontoblast die gleiche systematische Stellung ein, wie bei der bisexualen Ontogenese.

Der ganze Verlauf der ontogenetischen Regeneration, von dem Ontoblasten beginnend, mit der Erreichung der Endform des Individuums schliessend, kann in zwei Abschnitte geteilt werden, einen unicellulären oder parthenogenetischen, und einen multicellulären oder bisexualen. Die Grenze zwischen beiden Abschnitten ist der Eintritt der Befruchtung.

Begriff der Befruchtung: S. 47.

Begriff der Furchung, S. 47.

Begriff der Vererbung, S. 47.

Der weibliche Ontoblast, ebenso der männliche, kann für sich allein die ontogenetische Regeneration zum fertigen Individuum vollziehen. Dies zeigt die Parthenogenese und Ephebogenese (oder Merogonie), letztere allerdings nur insoweit, als der Kern der Eizelle ausgeschaltet wird und ein Teil des Ooplasma Verwendung findet; aber auch die Bildung von ovarialen und testikularen Teratomen (= Embryomen) liefert wichtige Beweismittel.

Die Zonenbildung im Plasma des reifenden, reifen und befruchteten Eies wird beurteilt: S. 43. Sie ist im Sinne der ontogenetischen Regeneration nicht allein leicht verständlich, sondern geradezu ein Erfordernis. Denn das reifende und reife und befruchtete „Ei" sind in jenem Sinn bereits weit vorangeschrittene Stufen auf der Bahn der individuellen Regeneration.

Beurteilung der Experimentalergebnisse am reifenden, reifen, befruchteten und sich furchenden Ei: S. 43.

Die Theorie der ontogenetischen Regeneration verlangt nur, dass der ganze Ontoblast, nicht ein mehr oder weniger kleiner Teil von ihm, die volle Regeneration zum fertigen Individuum vollzieht: S, 43.

Karyo- und Plasmomnemonen: S. 47.

Standpunkt von Gustaf Retzius, S. 48.

Der Verlustbetrag des Ontoblasten: S. 48.

Verlustspannungen als Ursache der ontogenetischen Regeneration: S. 49.

Ausgleichung der Verlustspannungen = Vollzug der ontogenetischen Regeneration: S. 50.

Verlustformel und Triebkraft: S. 51.

Beispiel von Verlustspannung aus dem gewöhnlichen Leben und Vergleichung: S. 51. Besser ist es noch, in den kleinen vorderen Luftraum eine kleine Kugel einzubringen und diese als die Vertreterin einer einzigen Geschlechtszelle oder auch eines Spermovium zu betrachten.

Grad und Art der Einwirkung einer lebenden Einzelzelle auf eine andere Zelle desselben oder eines anderen Organismus nennt man Cytotropismus. Sein Dasein ist an Pflanzen und Tieren längst nachgewiesen und zum Teil auch experimentell festgestellt. Muss man nicht auch eine Einwirkung vieler, ja aller Zellen eines Organismus in frühen und späten Stufen seines Lebens auf jede Einzelzelle annehmen? Man muss. Mit dem Nachweis des Cytotropismus einzelner Zellen ist auch die grössere Hälfte des Vielzellen-Cytotropismus bereits sichergestellt; aber er lässt sich auch unmittelbar durch das Experiment in seinen Eigentümlichkeiten bestimmen. Man kann ihn als Holotropismus von dem einfachen Cytotropismus unterscheiden. Sind alle übrigen Zellen eines lebenden Organismus von einer einzigen Zelle getrennt worden, so tritt in ihr der eingetretene Verlust in Form einer grossen Verlust-

spannung zu Tage. Eine kleine Verlustspannung dagegen wird der Torso gegenüber der verlorenen Einzelzelle zeigen.

Rückläufige und rechtläufige Regeneration: S. 52.

Verhältnis zur Geschlechtsbildung, S. 53.

Verlustformel zur ontogenetischen Regeneration eines Mädchens und eines Knaben, S. 53.

Neuere Literatur über die Entstehung des Geschlechtes, S. 54.

Die Entstehung von Individuen aus Knospen mehr- oder einblättriger Herkunft steht mit der Theorie der ontogenetischen Regeneration nicht im Widerspruch, S. 64.

Erfahrungen von Karl Chun über Knospenbildung, S. 61.

Bräms Auffassung einblätteriger Knospenbildung, S. 62.

Verhältnis der Regenerationstheorie zur Heterogonie und zum Generationswechsel. S. 65.

Verlustformeln des Wintereies, des Weibchens, des Männchens, S. 65.

Verlustformeln für den Generationswechsel, S. 66, 67.

Verhältnis zur Rückverwandlung differenzierter Zellen, Embryonen, fertiger Individuen, S. 68.

Die Rückverwandlungstheorie von E. Schulz, S. 68—74.

Der Weg vom Ei zum fertigen Individuum und von diesem zum Ei. S. 69.

Verhältnis zur Bildung von Teratomen oder Embryomen, S. 75.

Beurteilung der Teratombildung, S. 80—81.

Verhältnis zur Kristallregeneration, S. 82—89.

Die Regeneration einer Kristallkugel zur Endform, S. 83.

Die Regeneration einer Kristallecke zur Endform, S. 86.

Aehnlichkeiten der Regeneration von Kristallteilen mit der Regeneration eines Ontoblasten. S. 87.

Die Verlustformel einer abgeschnittenen und sich regenerierenden Kristall-Ecke ist:

$$v = S - t,$$

die Verlustformel eines sich renegerierenden Torso dagegen:

$$v = S - s,$$

wobei v der Verlust, S der ganze Kristall, s die Ecke, t der Torso.

Nennen wir das Individuum = I, die Summe der somatischen Zellen = MS, die Summe der Geschlechtszellen = ng, so ist die Formel des Individuums:

$$I = ms + ng.$$

Nehme ich einen Ontoblasten weg, so ist die Formel:

$$I - g = (ms + ng) - g.$$

Das weggenommene g hat also folgenden Verlust (v) sich gegenüberstehen:

$$v = (ms + ng) - g.$$

Dieser Verlust, dem die Verlustspannung als Triebkraft gleich ist, gelangt im Verlauf der ontogenetischen Regeneration zum Ersatz.

Setzt man vereinfachend an Stelle von ms ein S ein, für ng ein G, dann ist die Formel des Individuums

$$I = S + G.$$

Wird ein Ontoblast, der sich zum fertigen Individuum regenerieren soll, entfernt, dann hat die Verlustformel folgenden, schon in der ersten Studie verwendeten Ausdruck:

$$v = S + (G - g).$$

Für das einzelne g am Ende der Formel kann man aber auch setzen

$$\frac{o + t}{2},$$

wobei o ein Ovulum, t ein Spermium, der Nenner 2 die eingetretene Chromatinreduktion zu bedeuten hat. In dieser Weise hat die Formel oben (S. 53) Verwendung gefunden.

Das sogenannte reife Ei (Ovium) und ebenso den reifen Samen (Spermium) als Gameten zu bezeichnen, ist nur in gewissem Sinn gerechtfertigt; es ist besser, diese Bezeichnung den F r ü h s t u f e n beider Zellenarten, der Ontoblastenstufe also, vorzubehalten.

Die Ontoblasten der verschiedenen Tiere und Pflanzen sind einander, trotz häufiger äusserer Aehnlichkeiten, nicht gleich, sondern ungleich. Sie stellen sämtlich unter sich verschiedene Fragmente verschiedener Individuen dar. Selbst die Ontoblasten der einzelnen Individuen der g l e i c h e n A r t sind einander nicht gleich, sondern ungleich, wenn auch in geringerem Grade.

Druckfehler:

Seite 9, Zeile 19 von unten, lies: Batrachier.
„ 28, „ 19 u. 18 von unten, lies: dem Anlegen.
„ 39, „ 11 von unten, lies: Nemertinen.

Inhaltsübersicht.

